

Władysława FUDALEWICZ-NIEMCZYK

**L'innervation et les organes sensoriels des ailes des Diptères  
et comparaison avec l'innervation des ailes d'insectes d'autres ordres**

[52 figures dans le texte \*]

**Unerwienie i narządy zmysłowe skrzydeł muchówek (*Diptera*) na tle  
unerwienia skrzydeł innych rzędów owadów**

**Иннервация и органы чувств крыльев *Diptera* на фоне иннервации других  
отрядов насекомых**

L'ordre des Diptères est un des groupes d'insectes les plus spécialisés. Il comprend 100.000 espèces environ qui présentent une différenciation considérable provoquant ainsi de grandes difficultés dans l'établissement de leur systématique. Bon nombre de familles ne sont que peu connues.

Les ailes jouent un rôle important dans la détermination des insectes et, en dehors de la forme et de la grandeur des ailes, le cours de nervures est le caractère taxonomique le plus avantageux. D'habitude, c'est à cela que se borne le rôle des ailes dans le domaine de la détermination que facilitent parfois des parties additionnelles des ailes des Diptères comme alula ou squamula alaris. Cependant les ailes contiennent encore d'autres caractères taxonomiques qui pourraient être utiles dans l'élucidation de la philogénèse des insectes. Il s'agirait de l'innervation des ailes, comportant la pénétration du nerf alaire, le cours des principaux troncs nerveux dans l'aile, la présence des organes sensoriels et leur mode d'innervation.

Un grand nombre d'auteurs ont traité de l'innervation des ailes chez les insectes. GÜNTHER (1900), VOGEL (1911), PRÜFFER (1927, 1929), RACIĘCKA (1928) ont choisi pour leurs investigations l'ordre des papillons (*Lepidoptera*),

\* Explication de signes dans les dessins voir page 478.

LEHR (1924) et HOLSTE (1910) ont décrit d'une façon fragmentaire l'innervation des ailes du dytique (*Dytiscus marginalis* L. — *Coleoptera*). ERHARDT (1916) s'est occupée des organes sensoriels chez les représentants de différents ordres, tels que les *Orthoptera*, *Diptera*, *Homoptera* et *Hemiptera*. RICHARD (1950 et 1954) a décrit l'innervation des ailes du termite *Calotermes flavicollis* L. (*Isoptera*) et HERTWECK (1931) a étudié le parcours des nerfs de la *Drosophila melanogaster* MEIG. (*Diptera*). Mais c'est ZAĆWILICHOWSKI qui a eu le plus de mérite, en se qui concerne la connaissance de l'innervation des ailes et de leurs organes sensoriels, en les étudiant et décrivant dans les *Dictyoptera* (*Phyllodromia germanica* L.), *Plecoptera* (*Isopteryx tripunctata* SCOP.), *Orthoptera* (*Stauroderus biguttulus* L.), *Dermaptera* (*Forficula auricularia* L.), *Coleoptera* (*Cantharis livida* L., *C. discoidea* AHR., *Rhagonycha fulva* SCOP., *Lagria hirta* L., *Rhizotrogus solstitialis* L., *Tenebrio molitor* L.), *Planipennia* — *Neuroptera* (*Chrysopa vulgaris* SCHNEID., *Chr. perla* L., *Chr. tricolor* BRAUUND et *Chr. septempunctata* WESM.), *Mecoptera* (*Panorpa communis* L., *P. germanica* L. et *Aulops alpina*), *Trichoptera* (*Anabolia laevis* ZETT., *Hydropsyche* PICT., *Rhyacophila* PICT., *Chaetopteryx* STEPH. et *Limnophilus* BURM.), *Lepidoptera* (*Phragmatobia fuliginosa* L. et *Arctia caja* L.), *Diptera* (*Tipula paludosa* MEIG., *Hoplodonta viridula* E., *Silvius vituli* FABR., *Drosophila fenestralis* FALL., *Oxypterus pallidum* LEACH), *Hymenoptera* (*Apis mellifica* L.), *Homoptera* (*Aphrophora alni* FALL., *Psylla ulmi* FOERST.) et *Heteroptera* (*Lygus pratensis* L.). Il faut mentionner ici l'école de ZAĆWILICHOWSKI et ses recherches sur l'innervation des ailes de certains représentants de différents ordres d'insectes: ZAĆWILICHOWSKA (1953) pour *Allantus arcuatus* FORST. et *Rhogogaster viridis* L. (*Hymenoptera*), GRZYBOWSKA (1957) pour *Ornithomyia biloba* DUFOR (*Diptera*) et FUDALEWICZ-NIEMCZYK (1955, 1949) pour *Tettigonia cantans* FUESSL. (*Orthoptera*) et *Typhlocyba* sp. (*Homoptera*). La liste des auteurs qui s'intéressent à l'innervation et les organes sensoriels des ailes d'insectes pourrait s'arrêter ici. L'innervation des ailes de *Blaberia* (*Dictyoptera*) par LEFEUVRE et celle de *Reticulitermes lucifugus* ROSSI et *R. lucifugus sentonensis* FEYT. (*Isoptera*) par RICHARD et FUDALEWICZ-NIEMCZYK est en train d'être étudiée. En Pologne, DZIURZYŃSKI (1957—1958), JAWŁOWSKI (1934, 1938, 1948, 1954) et GIERYNG (1959, 1960) ont actuellement entrepris des recherches sur le système nerveux central d'insectes.

Le résultat de ce court aperçu que l'innervation alaire de 7 espèces appartenant à l'ordre de Diptères a été étudiée jusqu'à présent. Ce sont: *Tipula paludosa* MEIG., *Hoplodonta viridula* F., *Silvius vituli* FABR., *Drosophila melanogaster* MEIG., *D. fenestralis* FALL., *Oxypterus pallidum* LEACH et *Ornithomyia biloba* DUFOR. Comme l'innervation des ailes de ces espèces ne présentait en somme que peu de différences, il a paru intéressant de démontrer sur une plus grande quantité d'espèces, la similarité ou la différence du trajet des nerfs des Diptères, ce qui aiderait à déterminer le degré de parenté entre les familles particulières de cet ordre. FUDALEWICZ-NIEMCZYK (1958) a démontré que dans les ordres inférieurs d'insectes (*Dictyoptera*, *Orthoptera*) l'innervation des ailes est un cri-



terium important pour déterminer la philogenèse des insectes. Les ouvrages non-publiés de FUDALEWICZ-NIEMCZYK et de RICHARD sur les *Isoptera* en témoignent aussi. Voilà pourquoi il est intéressant de savoir si ce criterium est à la hauteur de sa tâche dans un ordre aussi hautement spécialisé que les Diptères.

Dans ce but, j'ai choisi les 10 espèces suivantes des Diptères: *Sciara thomae* L., *Aedes aegypti* L., *Drosophila melanogaster* MEIG., *Hylemyia antiqua* MEIG., *Pegomyia betae* CURTIS, *Chortophila brassicae* BOUCHÉ, *Fannia canicularis* DEG., *Musca domestica* L., *Calliphora vicina* ROB.-DESV. et *Lucilia sericata* MEIG.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODE

Au moyen d'une canule de verre, j'ai injecté à des spécimens d'espèces énumérées ci-dessus du bleu de méthylène de concentration différente provenant de la solution primordiale à 2 p. 100 d'après la méthode de ZAĆWILICHOWSKI (1930), soit d'une solution à 1 p. 100 de bleu de méthylène de GÜRR, ou de la solution dite africaine, d'après la méthode décrite par RICHARD (1950), semblable en bien des points à celle de ZAĆWILICHOWSKI. Je fixais les spécimens colorés dans une solution de molybdate d'ammonium à 10 p. 100 pendant 10—20 heures, à une température de 4°C et je les lavais ensuite dans le l'eau courante pendant 2 h. Après les avoir déshydratés rapidement au moyen d'alcool absolu (3 fois pendant 10 minutes), je les éclaircissais à l'huile de cèdre ou dans du toluène et les montais sur lamelle verre dans le baume du Canada.

Pour commencer, je colorais des spécimens pris dans la nature mais, probablement à cause de la fatigue des insectes, le colorant ne pénétrait pas dans les ailes d'une manière suffisante. Je n'ai obtenu des résultats satisfaisants qu'en colorant des insectes élevés au laboratoire. J'ai obtenu plusieurs espèces, au stade larvaire dont *Pegomyia betae* CURTIS et *Chortophila brassicae* BOUCHÉ de l'Ecole Nationale d'Agriculture à Rennes (France), *Aedes aegypti* L. de l'Institut de l'Industrie Organique, de la Station Expérimentale pour la Préservation des Plantes à Pszczyna (Pologne), *Drosophila melanogaster* MEIG. de la Chaire d'Evolutionnisme et de Génétique de l'Université Jagiellonienne à Kraków (Pologne). Les 6 autres espèces provenaient de mon propre élevage. M<sup>me</sup> A. MOŃKO a vérifié la détermination. Je voudrais remercier chaleureusement tous ceux qui m'ont aidés à obtenir les insectes qui m'étaient nécessaires et qui ont vérifié leur détermination.

#### LES ORGANES SENSORIELS ET LEURS ÉLÉMENTS NERVEUX

Les *sensillae trichoideae* (les cils), les *sensillae chaeticae* (les soies sensorielles), les *sensillae campaniformes* (les cupules, les pores) et les organes chordotonaux font partie des organes sensoriels. Ici appartiennent aussi les cônes, du moins

dans certaines espèces de Diptères. Les *sensillae trichoideae* peuvent ressembler à *sensillae chaeticae*, et font la transition entre les *sensillae trichoideae* proprement dits et les *sensillae chaeticae*.

### *Sciara thomae* L.

L'aile de cette espèce est petite, ne dépassant pas 3 mm de longueur (2,7 mm en moyenne) et 1 mm de largeur. La nervure costale (*v. costalis*) suit le bord antérieur de l'aile en atteignant presque le sommet de l'aile (elle se termine après avoir dépassé la jonction de la nervure  $MA_{1a}$  avec *vena costalis*). La nervure sous-costale (*v. subcostalis*) disparaît avant d'atteindre le bord antérieur de l'aile (Fig. 1).

Sur l'aile se trouvent les organes sensoriels suivants:

1. *Sensillae trichoideae* à caractères de *sensillae chaeticae* (cils ou petits poils sensoriels);
2. *Sensillae chaeticae* (soies sensorielles)<sup>1</sup>;
3. Cupules.

Les cils sensoriels sont situés sur le bord antérieur de l'aile (sur la nervure costale) où ils sont les plus nombreux et sur les nervures *R* et  $MA_{1a}$  d'après la détermination des nervures par VIGNON (1929) (Fig. 1). Ils sont alignés en un seul rang et espacés d'une distance égale à leur longueur sur le bord antérieur de la base de l'aile. Puis, près de la nervure humérale, ils sont disposés en deux rangs des deux surfaces de l'aile. Un troisième rang apparaît au-dessus de la nervure en suivant sa partie médianale sur sa surface inférieure et un quatrième rang qui suit d'une manière analogue la surface supérieure de l'aile. En plus, 2 à 3 cils apparaissent sur la tégula alaire. Tous les cils sont assez épais (1,5  $\mu$  environ à leur base), légèrement arqués, fixés dans une embase, dirigés vers le sommet de l'aile et formant un angle aigu avec la surface de l'aile. Les dimensions des cils s'accroissent au fur et à mesure qu'ils se dirigent vers le sommet de l'aile. Tandis que les cils situés à la base ont environ 19  $\mu$  de longueur, ils atteignent 35  $\mu$  environ à la moitié de l'aile et près de la jonction de la nervure  $R_1$  avec le bord antérieur de l'aile 40  $\mu$  et parfois même 48  $\mu$ . Au sommet de l'aile leur longueur ne dépasse pas 35  $\mu$ . Les cils situés sur les nervures sont du même type que ceux du bord et disposés en rang sur la surface supérieure de l'aile.

Les soies apparaissent en nombre sensiblement moindre sur le bord supérieur de l'aile (15 environ). La première soie se trouve au-dessus de la nervure humérale, la dernière dans la partie de l'aile près du sommet. Elles sont plus courtes et plus minces que les *sensillae trichoideae* à caractères de *sensillae chaeticae*, droites et légèrement recourbées à leur extrémité. Elles sont placées plus verticalement par rapport au bord de l'aile. Leurs embases ne diffèrent presque pas des embases de *sensillae trichoideae*. Les cupules, placées séparément ou en groupes, forment le troisième type des organes sensoriels. À la base

<sup>1</sup> la terminologie française d'après P.P. Grassé. Traité de Zoologie X (1949)

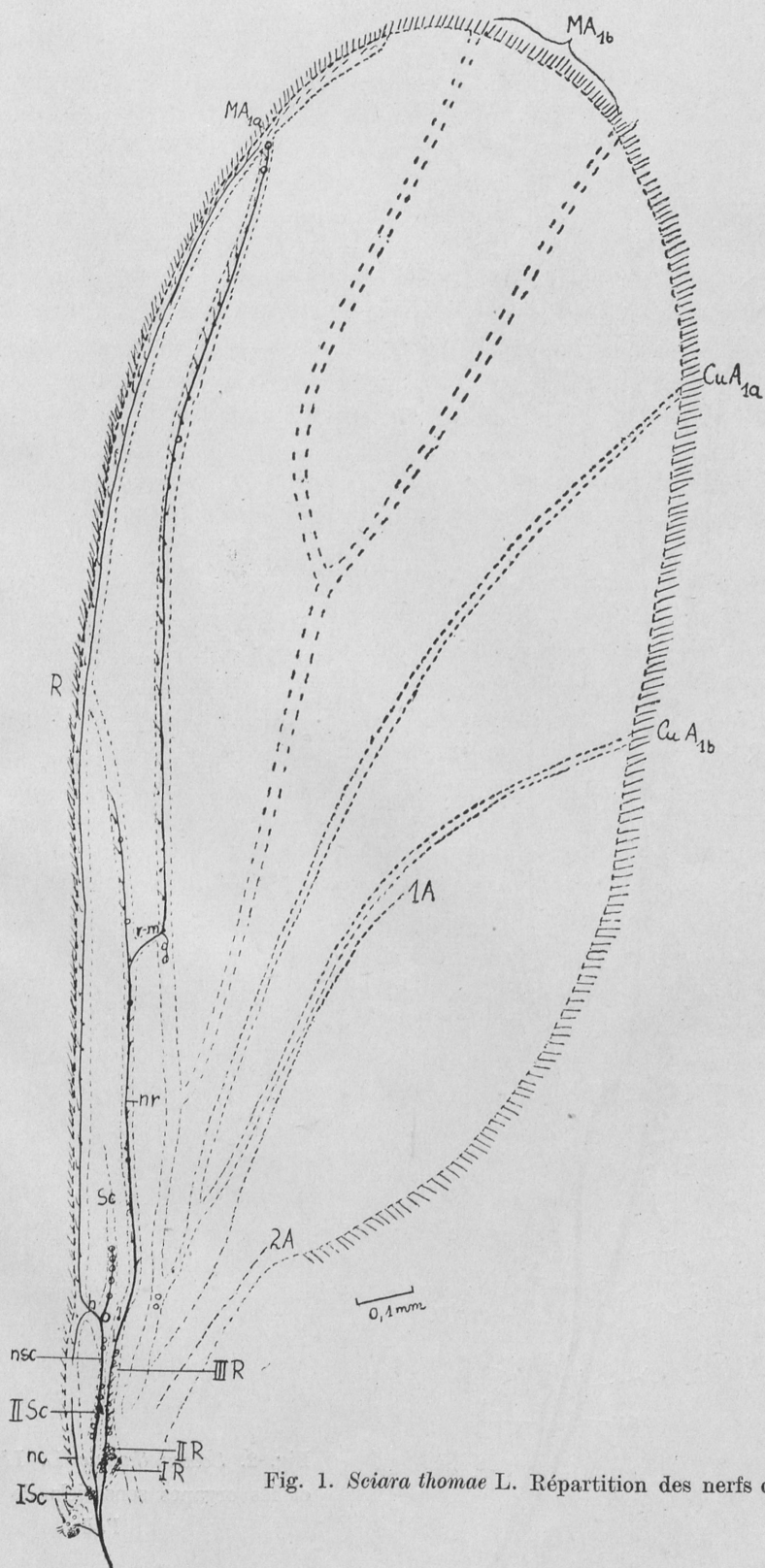


Fig. 1. *Sciara thomae* L. Répartition des nerfs dans l'aile





de l'aile se trouvent 3 groupes sous-costaux et 3 groupes radiaux (Fig. 2). Le premier groupe de cupules sous-costales (*subcostalis* I) est situé tout près de l'articulation de l'aile et se compose de 4—5 cupules disposées l'une près de l'autre. Un second groupe sous-costal (*subcostalis* II), situé tout près, se compose de 6 cupules disposées en rang et espacées symétriquement; le troisième groupe (*subcostalis* III), plus épais et le plus distal, se compose de 7—8 cupules. 2 cupules de ce groupe sont placées de façon proximale par rapport à la nervure humérale — 1 à sa base et 5—6 cupules distalement. Tous les groupes sous-costaux se trouvent à la partie inférieure de la nervure sous-costale (*vena subcostalis*). Les groupes radiaux, cependant, sont situés sur la surface supérieure de l'aile. Le premier groupe (*radialis* I) est le plus petit; il se compose de 4—5 cupules disposées dans un rang serré sur le bord arrière de la nervure radiale (*vena radialis*) qui s'élargit en cet endroit. Un groupe considérable (*radialis* II) comptant 30—40 cupules disposées l'une près de l'autre, se trouve tout à côté. Le troisième groupe (*radialis* III) se compose de 6—7 cupules disposées sur un rang. Les cupules de ce groupe alternent avec les cils sensoriels.

Des cupules séparées apparaissent sur la surface supérieure de nervure *Sc* (*v. subcostalis*), *M+Cu* (*v. medio-cubitalis*) *MA<sub>1a</sub>* (*v. medialis anterior<sub>1a</sub>*). 1 cupule séparée, fort grande, se trouve sur la nervure *Sc* à la hauteur des cupules terminales du groupe sous-costal III. Il y a 4 cupules sur la nervure *R*, dont 2 au-dessous de la nervure transverse *r-m* et 2 au-dessus. Sur la nervure *MA<sub>1a</sub>* se trouvent 5 cupules, deux d'entre elles sont situées proximale et deux distalement par rapport à la nervure transverse *r-m*. Les deux dernières de ces 3 prennent une position terminale et sont placées fort près l'une de l'autre, près de la jonction de la nervure *MA<sub>1a</sub>* avec le sommet de l'aile. 2 cupules enfin se trouvent sur la nervure commune *M+Cu*, tout près de l'endroit où elle se ramifie pour donner deux nervures *M* et *Cu* (*v. medialis* et *v. cubitalis*). La grandeur de cupules groupées n'atteint pas celle des cupules disséminées. Les dimensions du diamètre des cupules groupées varient dans les limites de 3 à 4  $\mu$ , tandis que le diamètre des cupules séparées est de 5,5  $\mu$  à 6,3  $\mu$ . Les cupules sont généralement rondes, avec un contour double. Parfois dans les groupes se trouvent des cupules de forme elliptique — leur grand axe est alors de 5,5  $\mu$  et le petit axe de 3,5  $\mu$ . Des cupules paraissent en outre sur la tégula alaire. Dans l'aile de cette espèce se trouvent deux organes chordotonaux. L'un d'eux se trouve dans la tégula alaire et se compose de plusieurs cellules neuro-chordotonales avec des axones centrifuges relativement courts. Les petits clous ne sont pas visibles. Le second organe cependant se compose d'un nombre plus grand de cellules neuro-chordotonales disposées densément et d'où portent distalement de longs axones. Tous les axones se dirigent vers le renflement sur le côté inférieur de la nervure radiale (*v. radialis*). Le premier organe porte de nom d'organe chordotonal préalaire, le second — d'organe chordotonal radial (*chordotonalis radialis*).

*Aedes aegypti* L.

La longueur de l'aile dépasse 2,5 mm, sa largeur atteint 0,5 mm. L'aile est densément couverte d'écailles. La nervure costale (*v. costalis*) atteint le sommet de l'aile et se termine à jonction de la nervure  $M_4$ . La nervation est relativement importante, la nervure radiale (*v. radialis*) se divise en 5 branches et la nervure médianale (*v. medialis*) donne 3 ramifications. Les nervures anales (*v. anales*) atteignent le bord postérieur de l'aile.

Les organes sensoriels des ailes ressemblent en principe à ceux de l'espèce décrite antérieurement et l'on peut discerner parmi eux:

1. Les *sensillae trichoideae* ayant quelques caractères de *sensillae chaeticae* (les cils sensoriels);

2. Les cupules sensorielles.

Les *sensillae trichoideae* proprement dit — manquent. Des écailles alaires sont en grand nombre, leurs embases ressemblant entièrement à celles de *sensilla trichoidea*. Les écailles ne peuvent pas être considérées comme étant des organes sensoriels étant donné qu'elles ne sont pas innervées (à l'inverse des écailles sur les ailes des papillons, qui sont innervées).

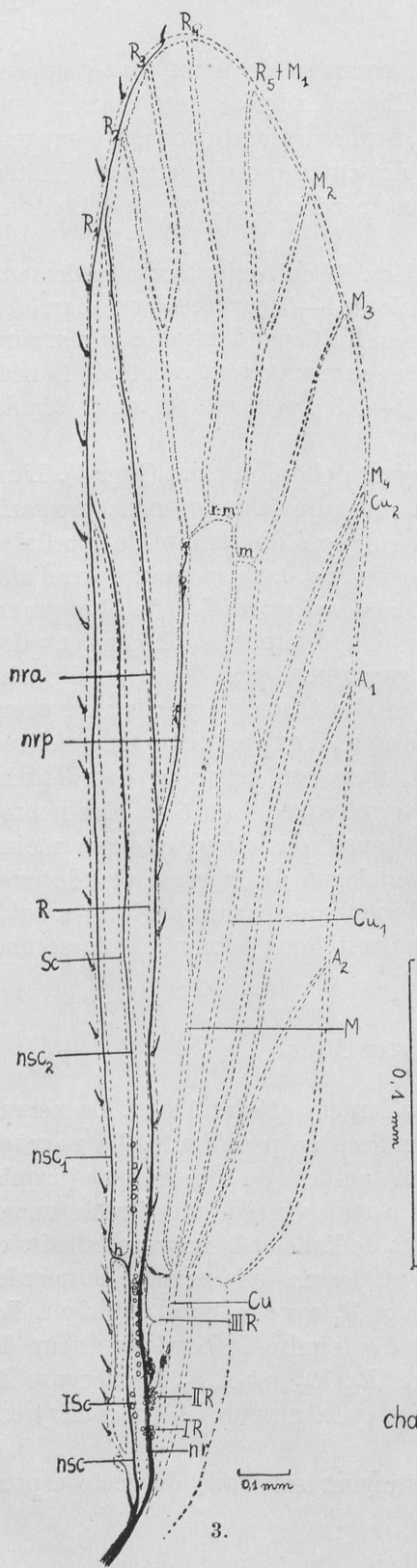
Les cils sensoriels apparaissent en petite quantité. Ils sont situés sur la nervure costale sur la surface inférieure de l'aile en un seul rang au nombre de 23 environ. Leur taille s'accroît de la base de l'aile vers le sommet. Les plus petits mesurent 27  $\mu$ , les plus grands 43  $\mu$ . Ils sont fixés dans une embase spacieuse qui s'élève considérablement au-dessus du niveau de la surface de l'aile. En outre, les 4—5 cils se trouvent sur la nervure *R*, dans le secteur compris entre la nervure humérale et la *v. R* avant sa ramification en *v. R<sub>1</sub>* et *v. R<sub>2+5</sub>*, et sporadiquement sur la *v. Sc*, au-dessus de la nervure humérale. La grandeur de ces cils est de 30  $\mu$  environ (Fig. 3).

Les cupules, par contre, sont représentées en plus grand nombre et disposées en groupes ou disséminées. Les groupes sont situés sur les nervures sous-costale et radiale. La nervure sous-costale a sur sa surface inférieure un groupe de cupules seulement tandis que la nervure radiale a 3 groupes sur la surface supérieure. Le groupe sous-costal (*subcostalis* I) situé dans la base même de l'aile se compose de 3 cupules disposées en rang. Les cupules ont une forme elliptique avec des axes de 5,5  $\mu$  et de 3,5  $\mu$ . Les groupes radiaux possèdent un nombre plus grande de cupules. Le premier groupe (*radialis* I) situé proximalement par rapport au groupe sous-costal, se compose de 8—10 cupules, qui se trouvent dans la première chambre de la nervure radiale. Certaines cupules sont situées sur le bord antérieur de la nervure et passent même parfois sur la surface inférieure. Ces cupules sont convexes et vues de profil ressemblent à des cônes. Le deuxième groupe (*radialis* II) contenant environ 12 cupules est situé très près du premier groupe, mais au-delà de la cloison qui sépare les deux chambres.

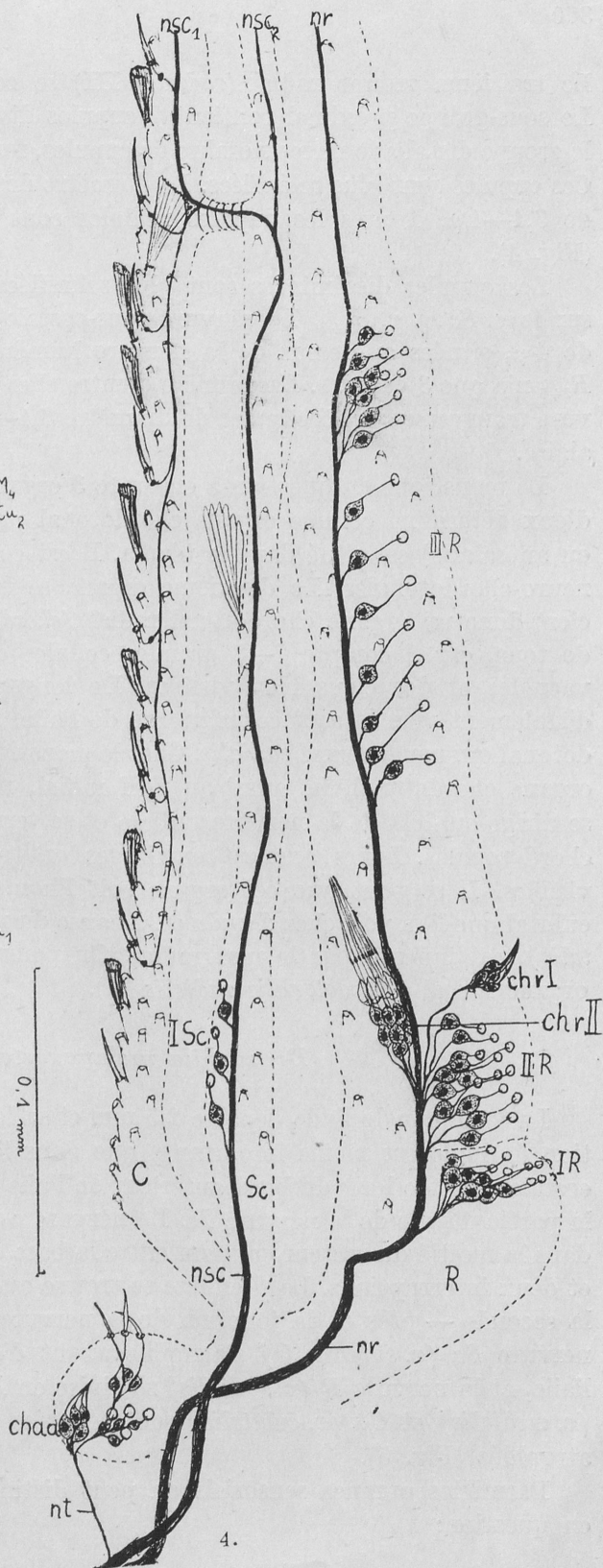
Fig. 3. *Aedes aegypti* L. Répartition des nerfs dans l'aile

Fig. 4. *Aedes aegypti* L. Base de l'aile. L'innervation et les organes sensoriels





3.



4.

Le troisième groupe radial (*radialis* III) se compose de deux sous-groupes. Le sous-groupe proximal contient 7 cupules disposées linéairement tandis que le groupe distal a le même nombre de cupules, formant un groupement compact. Ces cupules sont plus sclérifiées. Le diamètre des cupules oscille entre les limites de 3,4—4  $\mu$ . Toutes les cupules radiales sont rondes, avec un seul contour (Fig. 4).

Les cupules disséminées sont plus sclérifiées. Elles sont placées seulement sur la *v. Sc* et *v. R<sub>2+5</sub>*. La nervure sous-costale a 4—5 cupules d'un diamètre de 4  $\mu$ , situées au-dessus de la nervure humérale. Cependant que la nervure *R<sub>2+5</sub>* n'a que 3 cupules. La dernière d'entre elles se trouve tout à côté de la nervure transverse *r-m*. 5 cupules de diamètre 3,4—5,5  $\mu$  sont situées sur la tégula alaire.

Le moustique en question a en outre 3 organes chordotonaux (Fig. 4). L'un d'eux déterminé comme organe chordotonal préalaire (chordotonalis prealaris ou antealaris) est situé dans la tégula. Il est composé d'ordinaire de 4 cellules neuro-chordotonales. Le deuxième organe se trouve dans la nervure radiale, c'est donc un organe chordotonal radial (*chordotonalis radialis*) le plus grand de tous, car il compte 7—8 grandes cellules chordotonales. Il contient des vacuoles et des clous bien visibles. De longs axones centrifuges se dirigent distalement vers la surface inférieure de l'aile. Il est innervé par le nerf chordotonal qui part du nerf *radialis*. Chez le moustique, il existe encore un troisième organe chordotonal, lié aussi au nerf radial, mais son long nerf chordotonal se dirige au-delà de la nervure radiale et se termine par 4 ou 5 cellules neuro-chordotonales. Leurs axones centrifuges ont aussi des clous, quoique moins visibles. Il se peut que cet organe soit l'homologue de l'organe chordotonal cubital que l'on voit chez *Tipula* et, à cause du manque du nerf cubital (*n. cubitalis*), est innervé par le nerf radial. On pourrait donc le nommer le second organe radial (*chordotonalis radialis* II).

### *Drosophila melanogaster* MEIG.

La longueur de l'aile dépasse 2,5 mm et sa largeur atteint 1 mm. La nervation de l'aile est moins importante que dans l'espèce précédente. La nervure costale court le long du bord antérieur de l'aile au-delà de son sommet jusqu'à la partie distale de la nervure *M*. La nervure costale possède un rétrécissement dans la moitié du secteur contenu entre la base de l'aile et la nervure humérale, et deux interruptions. La première se trouve au-dessus de la nervure humérale, la seconde — près de la jonction de la nervure *R<sub>1</sub>* avec le bord antérieur. La nervure *Sc* (*v. subcostalis*) s'atrophie avant d'atteindre le bord antérieur de l'aile, et la nervure *R* (*v. radialis*) se divise en *R<sub>1</sub>*, *R<sub>2+3</sub>* et *R<sub>4+5</sub>*. La nervure *M* (*v. medialis*) et *Cu* (*v. cubitalis*) sont séparées et la nervure *A* (*v. analis*) est atrophiée (Fig. 5).

Parmi les organes sensoriels on peut distinguer sur l'aile de cette espèce en question:

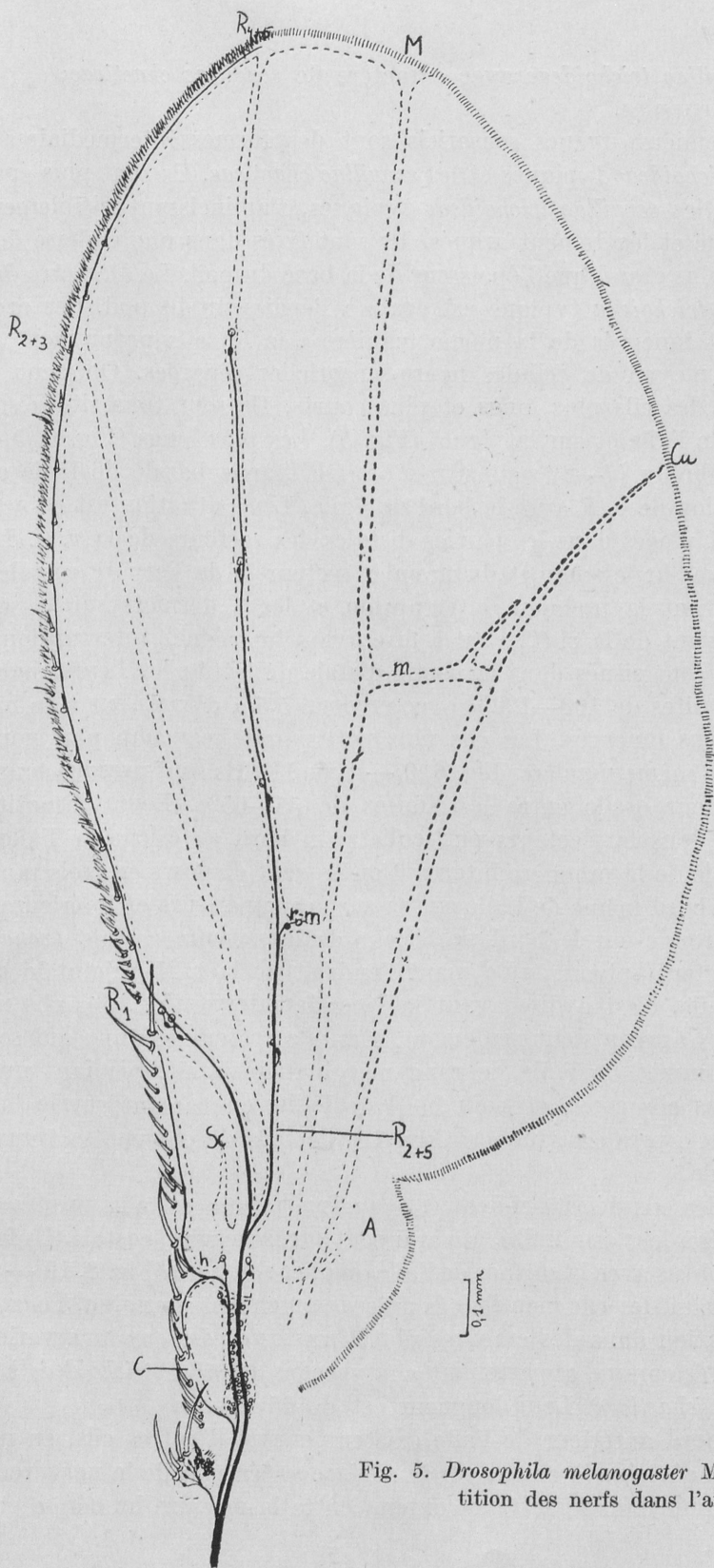


Fig. 5. *Drosophila melanogaster* MEIG. Répartition des nerfs dans l'aile



1. *Sensillae trichoideae* avec caractère de *sensillae chaeticae*;
2. Les cupules.

Les premiers organes sensoriels sont des formes intermédiaires entre les *sensillae trichoideae* typiques et les *sensillae chaeticae*. Ils sont plus épais et plus raides que les *sensillae trichoideae* typiques, s'aminçant visiblement en une pointe aiguë et légèrement arqués. Ils sont fixés dans une embase dont le diamètre est plus grand que l'épaisseur de la base du poil. Le diamètre de l'embase de *sensilla trichodea* typique est égale à l'épaisseur du poil. Ces organes sensoriels sont innervés de la même manière que les cils proprement dits, c'est à dire au moyen de cellules neuro-sensorielles séparées. On peut distinguer parmi eux des cils plus longs et plus courts. Ils sont tous situés sur le bord antérieur de l'aile et sur la tégula (Fig. 5). Les plus longs (Fig. 6, 9 — type I) moins nombreux (7—8) sont situés dans la partie basale de l'aile au-dessous de la jonction de *v. R* avec le bord de l'aile. Leur situation est caractéristique, car ils sont placés dans les parties distales des secteurs de la *v. C*. Le premier cil se trouve sur le sommet du premier secteur de la nervure costale, les 2—3 suivants avant la première interruption et les 3 derniers sur le sommet du secteur suivant de la *v. C*., c'est à dire avant la seconde interruption. En plus, 2 ou 3 cils sont situés dans la partie distale de la tégula. Leur longueur oscille entre les limites de 108—122  $\mu$  avec environ 5,5  $\mu$  d'épaisseur à la base. Ils ne sont pas tous innervés. Les cils plus petits sont beaucoup plus nombreux et arqués de la même manière (Fig. 6, 9 — type II). Ils sont presque tous innervés. Leur grandeur oscille entre les limites de 55—65  $\mu$ . Leurs dispositions sont différentes dans les secteurs particuliers du bord antérieur de l'aile. Dans la partie basale de la première interruption ils sont disposés en trois rangs comme suit: sur le bord même de l'aile sur sa surface supérieure et inférieure. En plus, un cil se trouve sur le bord postérieur de la nervure costale (*vena costalis*). Dans le secteur suivant, atteignant l'endroit où la *v. R*<sub>1</sub> rejoint le bord antérieur de l'aile, c'est à dire avant la seconde interruption, des cils marginaux et inférieurs apparaissent seulement. Dans le secteur suivant qui se prolonge jusqu'au sommet de l'aile, le rang marginal disparaît, pendant que le rang inférieur des cils court près du bord de l'aile, en passant sur le bord même dans la partie près du sommet (Fig. 10); les cils de ce type se trouvent aussi sur la tégula.

A part les cils décrits ci-dessus, des cils plus minces, plus arqués et un peu moins acérés à leur extrémité, apparaissent sur la nervure costale. Ils forment un angle plus obtus avec la surface de l'aile ou avec son bord (Fig. 8, 10 — type III), alors que celui des cils mentionnés précédemment est plus aigu. Tenant compte de leur fixation dans des embases plutôt vastes et de leur innervation, il faut les considérer comme appartenant au type des *sensillae trichoideae* à caractère de *sensillae chaeticae*. Leur longueur est de 65  $\mu$ .

Sur le bord antérieur de l'aile existent encore d'autres cils, en nombre de 20—21, espacés régulièrement sur la surface supérieure de la nervure. 3 d'entre eux sont situés dans le secteur contenu entre la nervure humérale et l'endroit

où la *v. R*<sub>1</sub> rejoint le bord antérieur de l'aile, les suivants sont placés jusqu'au sommet de l'aile. Ces cils sont plus petits, car leur longueur ne dépasse pas 38  $\mu$ , plus minces, fortement recourbés aux extrémités lesquelles sont peu aiguës. Leur fixation dans de larges embases permet de les considérer comme étant des *sensillae trichoideae* à caractère de *sensillae chaeticae* (Fig. 8 — type IV).

Il existe donc, chez *Drosophila melanogaster* MEIG. 4 types des cils. Ils sont tous innervés par des cellules neuro-sensorielles séparées, bipolaires. En plus, il existe sur le bord, dans la partie médianale de l'aile, des cônes, qui ne sont pas innervés.

Les cupules sensorielles furent l'objet des recherches de HERTWECK (1931) qui observait ces organes dans la partie basale de la *v. R* et les divisa en 4 groupes (Fig. 11).

Le groupe 1 composé de 4 cupules disposées en rang au-dessus des cellules neuro-chordotonales.

Le groupe 2, composé de 5—6 cupules disposées en cercle.

Le groupe 3, important et composé de 17—20 cupules.

Le groupe 4, formé de cupules dans la deuxième chambre de la nervure radiale.

En plus, HERTWECK a décrit la disposition exacte des cupules séparées sur l'aile.

D'après mes observations, sur l'aile de *Drosophila melanogaster* MEIG. apparaissent 3 groupes de cupules sous-costales et 4 groupes de cupules radiales, ces dernières ne correspondant pas aux groupes de cupules de HERTWECK.

Les deux premiers groupes sous-costaux (Fig. 6) sont situés dans la partie basale de la nervure *Sc* (*vena subcostalis*), le premier (*subcostalis* I) se composant de 5—6 cupules agglomérées, tandis que le second (*subcostalis* II) se trouve dans la partie la plus distale de la chambre basale de la *v. Sc*, est composé de 3 cupules. Le troisième groupe (*subcostalis* III) situé plus loin, est formé par 5 cupules de forme elliptique, disposées en rang. L'axe le plus long mesure 4  $\mu$ , le plus court — 2,7  $\mu$ . Les groupes précédents ont des cupules rondes, avec un diamètre de 5,5  $\mu$  environ. Tous les groupes se trouvent sur la surface inférieure de la *v. Sc*.

La nervure radiale (*vena radialis*) est plus riche en groupes de cupules qui se trouvent sur sa surface supérieure (Fig. 7). Le premier groupe (*radialis* I) composé de 4 cupules disposées en rang, est situé à la base du bord postérieur de la première chambre-basale. Le second (*radialis* II) est très grand car il compte 23—25 cupules de différentes grandeurs. Le diamètre des plus petites est de 4,5  $\mu$ , celui des plus grandes — de 8  $\mu$ . Les plus petites cupules sont situées plus proximement, les plus grandes — plus distalement. Les 2 groupes suivants se trouvent dans la seconde chambre radiale. Le premier d'eux — le groupe radial III (*radialis* III) comptant 3 cupules sur une ligne et proche les unes des autres, tandis que le suivant: quatrième groupe radial (*radialis* IV) comprend des cupules plus disséminées, disposées linéairement au début, où 4 cupules sont à intervalle régulier, tandis que les 3 cupules finales sont plus

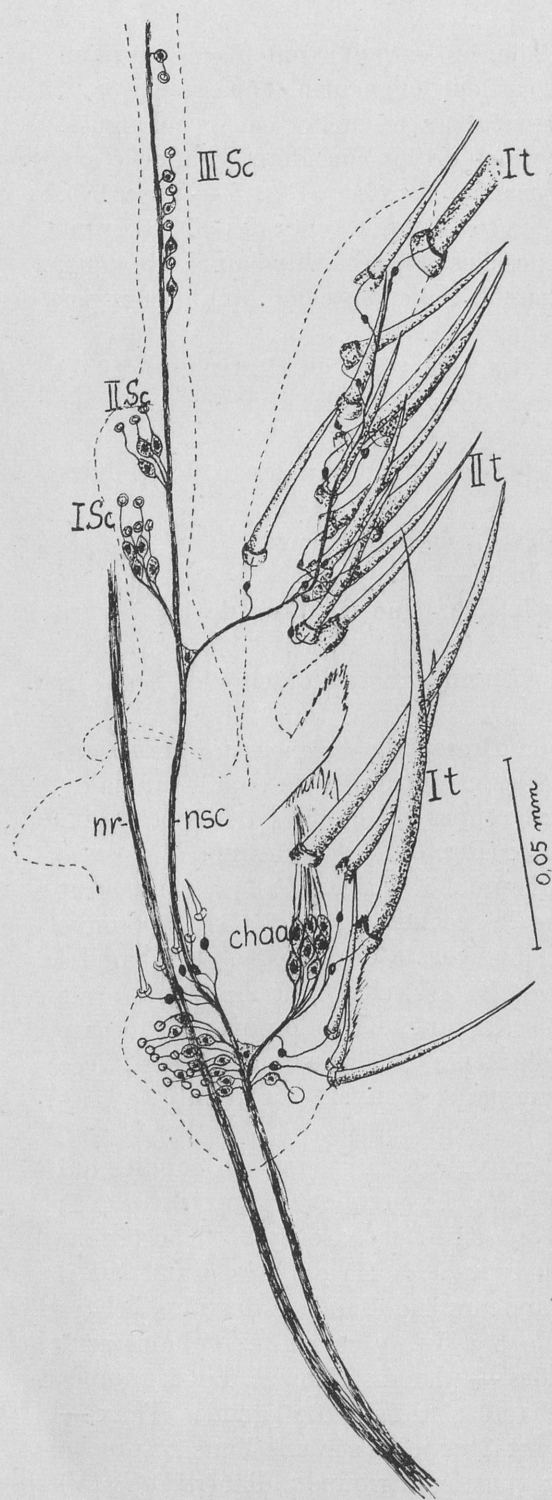


Fig. 6. *Drosophila melanogaster* MEIG. L'innervation de la base de la nervure sous-costale

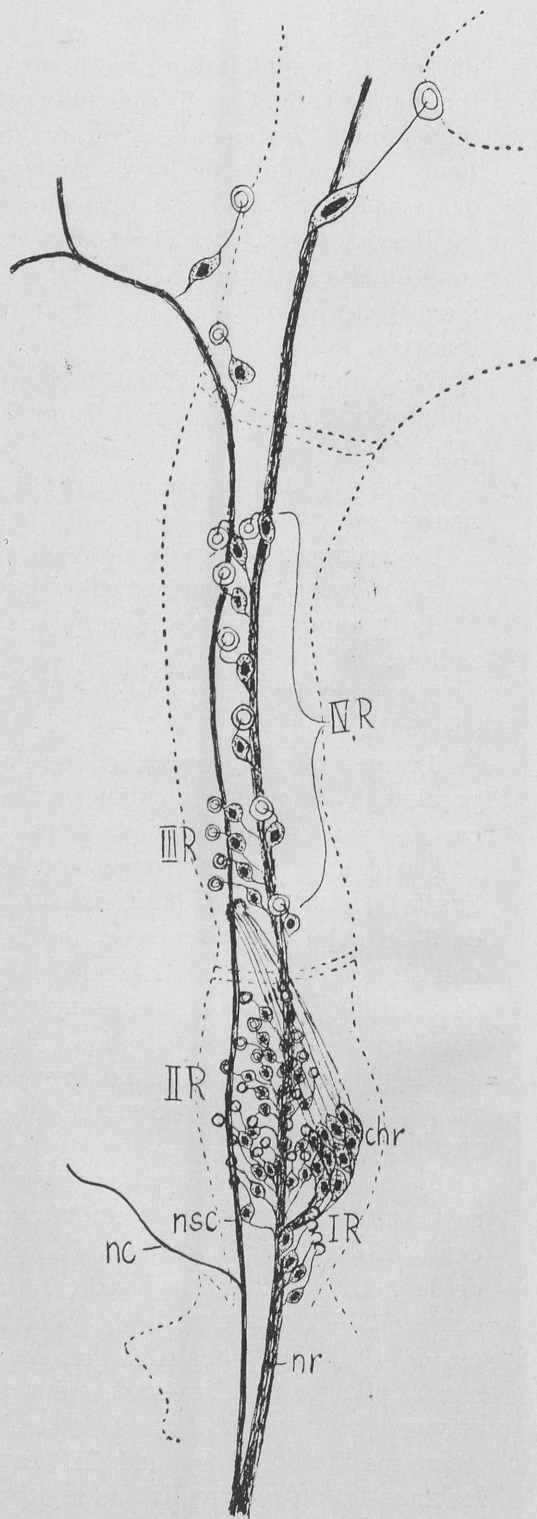


Fig. 7. *D. melanogaster* MEIG. L'innervation de la base de la nervure radiale



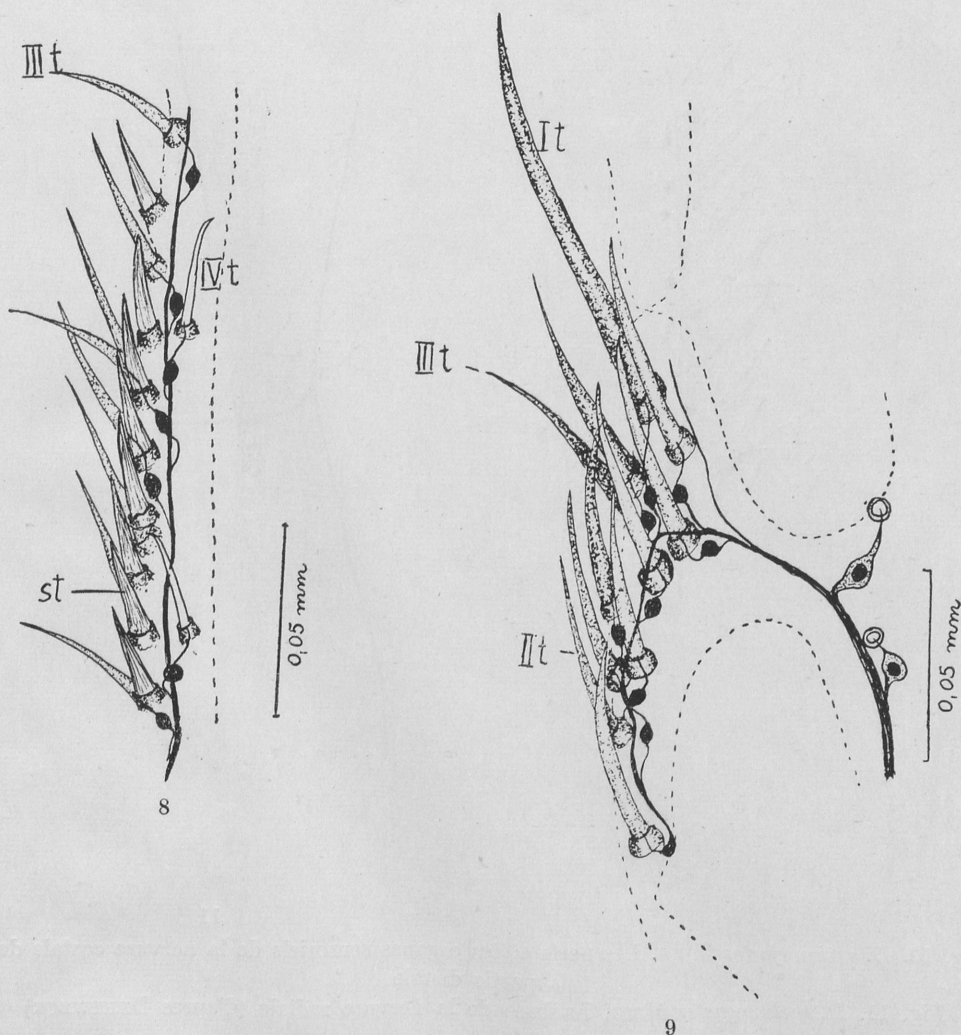
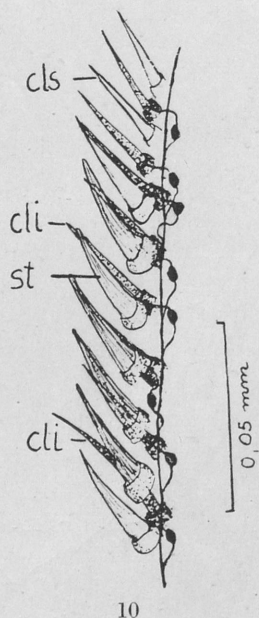


Fig. 8. *D. melanogaster* MEIG. Les nerfs et les organes sensoriels de la nervure costale dans la région de la nervure *h*

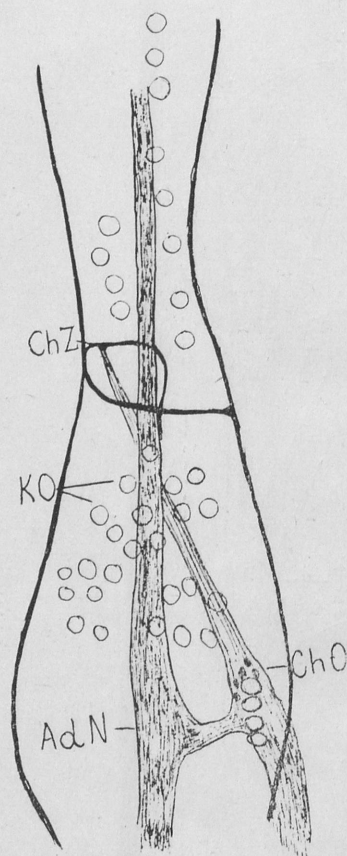
Fig. 9. *D. melanogaster* MEIG. Le secteur de la nervure costale entre les nervures  $R_1$  et  $R_{2+3}$

concentrées et forment un triangle. Le diamètre des cupules du troisième groupe est de  $3,5 \mu$ , celui du quatrième groupe — de  $8 \mu$ . Ce sont des cupules à double contour. Un groupe de cupules composé de 12 organes sensoriels environ se trouve en outre dans la partie basale de la tégula.

Des cupules isolées apparaissent en outre sur l'aile et leur disposition ne diffère en rien de celle que HERTWECK avait décrite, à une exception près: la partie distale de la nervure sous-costale (*v. subcostalis*) où se trouvent 2 cupules, l'une sur la surface inférieure, l'autre sur la surface supérieure de la nervure, et une cupule située dans le bord postérieur du secteur terminal de la *v. R* (*v. radialis*). En outre, la nervure  $R_1$ , juste avant sa jonction avec le bord antérieur de l'aile, a 2 cupules, la nervure  $R_{4+5}$ —4 cupules et la nervure trans-



10



11

Fig. 10. *D. melanogaster* MEIG. Les nerfs et les organes sensoriels de la nervure costale dans la partie distale

Fig. 11. *D. melanogaster* MEIG. La base de la nervure radiale (d'après HERTWECK)

verse *r-m* — 1 cupule (Fig. 5). La grandeur de ces cupules oscille entre les limites de 8—9  $\mu$ .

Chez *Drosophila melanogaster* MEIG. existent 2 organes chordotonaux (Fig. 6, 7), dont l'un est situé sur la tégula et se compose de 4—5 cellules neuro-chordotonaux qui dirigent distalement leurs axones centrifuges. Leurs axones centripètes forment un nerf chordotonal court, qui rejoint les axones centripètes des cellules innervant quelques cils du second type, et passe dans le nerf tégulaire (*n. tegularis*). Le second organe chordotonal se trouve dans la nervure radiale. Il est innervé par le nerf radial qui porte le nom de nerf chordotonal radial (*chordotonalis radialis*). Cet organe se compose d'un nombre assez grand de cellules (8—10) dont les axones centrifuges forment un faisceau dirigé distalement et vers le bord postérieur de la nervure radiale. Ces axones sont attachés à un renflement de la surface inférieure de la nervure. Dans cet organe chordotonal les clous sont distinctement visibles, les vacuoles par contre ne le sont pas.

*Hylemyia antiqua* MEIG.

L'aile ne dépasse pas en général 6 mm de longueur et 2,3 mm de largeur. La nervure costale se prolonge le long du bord antérieur de l'aile jusqu'à sa jonction avec la nervure  $M_1$ ; elle a trois rétrécissements. Le premier d'entre eux — dans la moitié du secteur situé entre la base de l'aile et la nervure humérale, le second — au-dessus de cette nervure et le troisième ressemblant à une interruption au-dessous de la jonction de  $v. Sc$  avec le bord de l'aile (Fig. 12).

Sur les ailes de cette espèce existent des *sensillae trichoideae* à caractère de *sensillae chaeticae* (les cils ou les petits poils sensoriels), des *sensillae chaeticae* (les soies sensorielles) et des cupules sensorielles.

Les petits poils peuvent être observés seulement sur le bord antérieur de l'aile et sur la tégula (Fig. 12 et 13). On peut les diviser en poils plus longs et plus courts. Dans la partie basale de la  $v. C$  jusqu'au premier rétrécissement, les poils sont disposés en plusieurs rangs: 3 rangs sur la surface supérieure de la nervure, 2 rangs sur la surface inférieure. La grandeur de ces petits poils varie entre 65  $\mu$  et 234  $\mu$ , et elle s'accroît dans chaque rang au fur et à mesure qu'ils s'éloignent de l'articulation alaire. Ce sont de poils plus courts. 3 poils plus longs de dimensions 312—338  $\mu$  sont situés auprès du rétrécissement de la nervure costale ( $v. costalis$ ). Dans les parties suivantes de la  $v. C$  les petits poils sont disposés en 3 rangs: sur la surface supérieure et inférieure et sur le bord même de l'aile. Leur grandeur oscille entre les limites de 130—156  $\mu$ . Tous les petits poils décrits plus haut sont disposés à angle droit par rapport à la surface de l'aile. Ils sont légèrement arqués, épais et se rétrécissent en une pointe aiguë dirigée distalement d'ordinaire. En commençant par la nervure humérale les petits poils sont disposés en 2 rangs: sur la surface supérieure de l'aile et sur le bord de l'aile sur la surface inférieure. La grandeur des cils est maintenue entre les limites de 66—90  $\mu$ . En outre, dans cette partie du bord antérieure de l'aile, à partir du second rétrécissement de la  $v. C$ , apparaissent des cônes rangés en deux lignes entre deux rangs de poils, comme on peut le voir sur la Fig. 14. Ces cônes disparaissent aux environs de la jonction de la nervure  $R_{2+3}$  avec le bord antérieur de l'aile, pour céder la place à des *sensillae chaeticae* disposées en un seul rang dans la partie du sommet sur le bord de l'aile. Ces cônes, n'étant pas innervés, ne sont pas des éléments sensoriels.

Dans cette partie de l'aile apparaissent aussi des soies sensorielles, fixées dans une embase très vaste, moins sclérifiée que les embases des poils et celles des cônes. La structure des soies est plus délicate, elles sont aussi arquées et leur pointe est aiguë. Elles sont espacées à grands intervalles au milieu de la nervure costale sur sa surface supérieure, à partir de la nervure  $h$  jusqu'au-delà de la jonction de la  $v. R_{2+3}$  avec le bord antérieur de l'aile.

Les cupules sensorielles de l'aile de *Hylemyia antiqua* MEIG. sont disposées en groupes, soit séparément.

Les groupes de cupules se concentrent seulement dans la partie basale des nervures  $Sc$  et  $R$  et sur la tégula (Fig. 13). Sur cette dernière les cupules



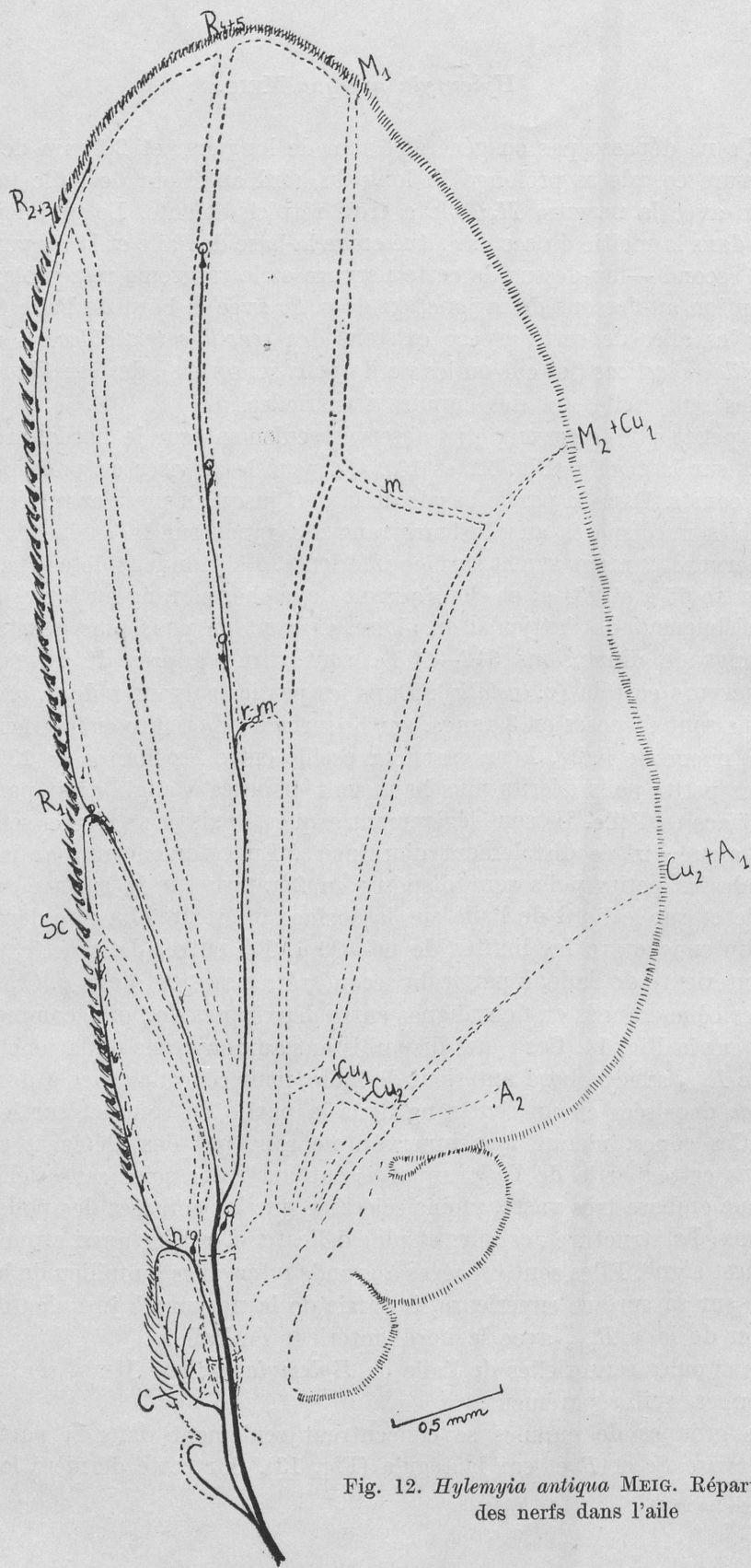


Fig. 12. *Hylemyia antiqua* MEIG. Répartition des nerfs dans l'aile

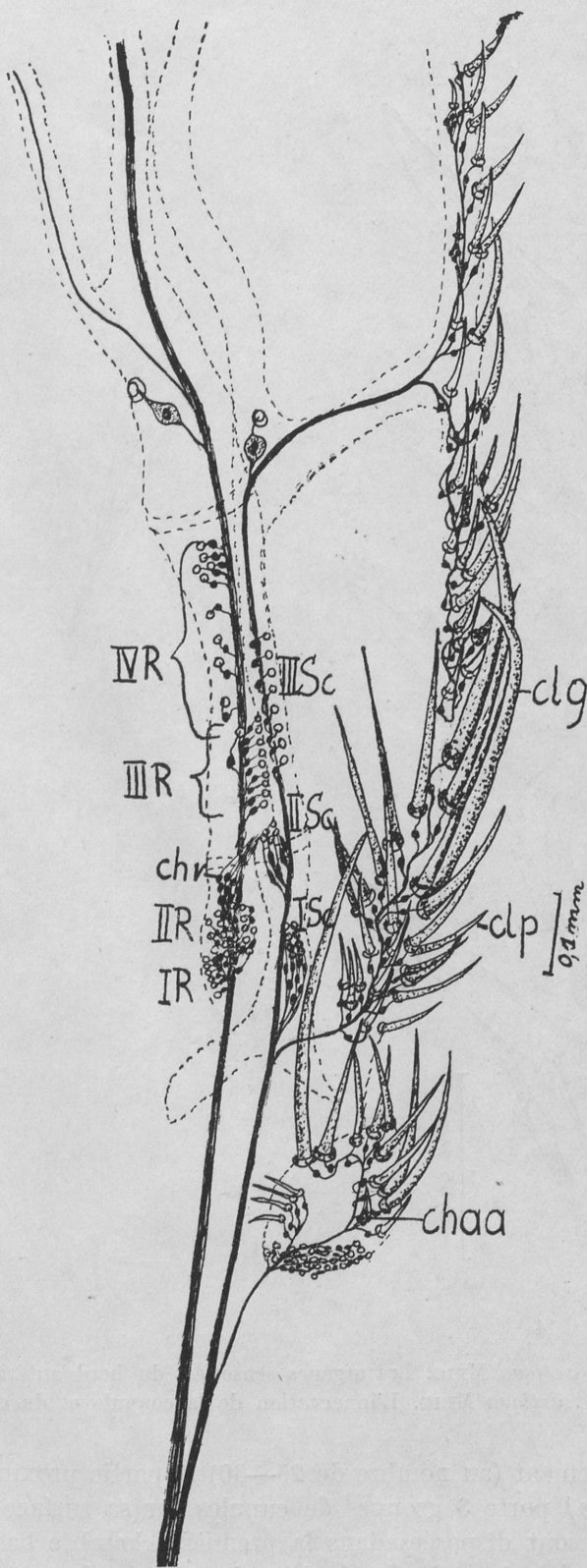


Fig. 13. *H. antiqua* MEIG. La base de l'aile. Les nerfs et l'innervation des organes sensoriels

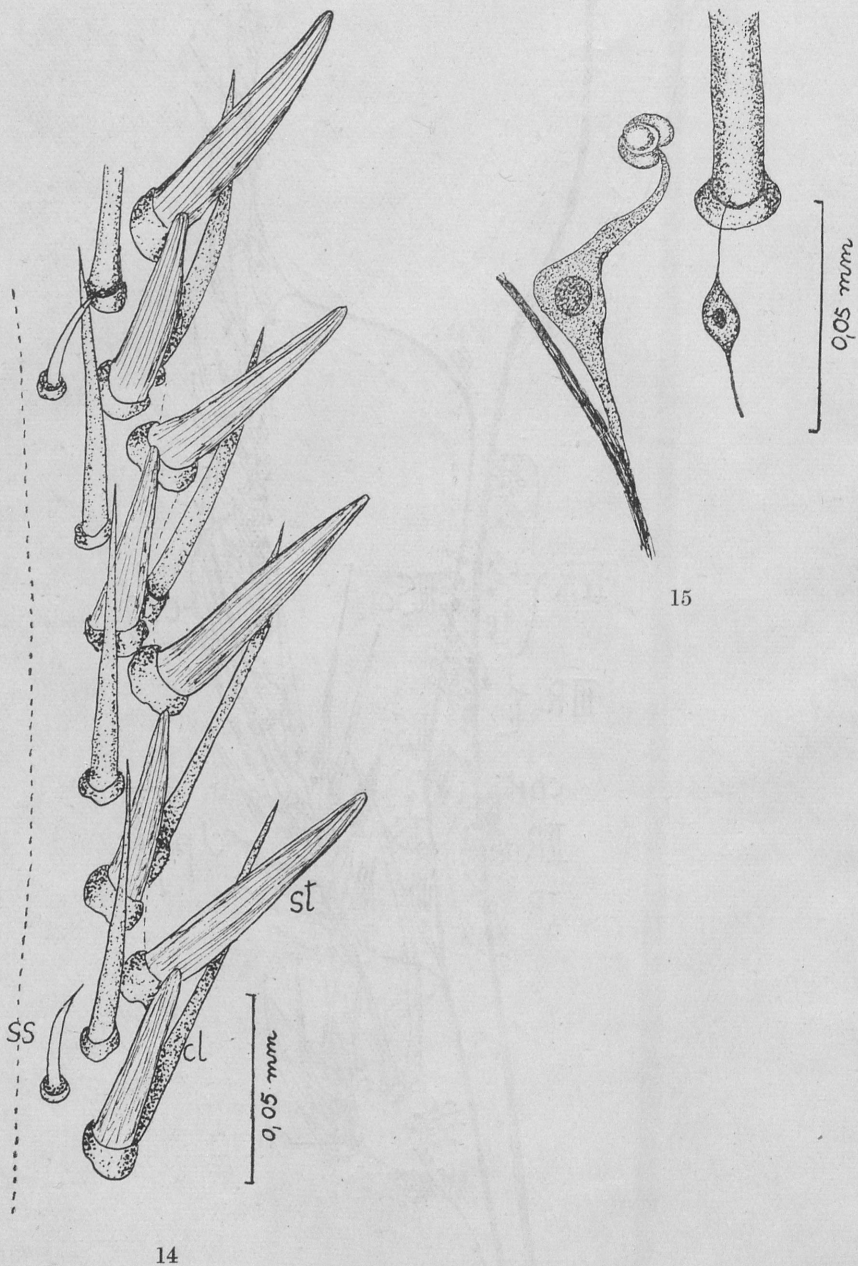


Fig. 14. *H. antiqua* MEIG. Les organes sensoriels du bord antérieur de l'aile  
 Fig. 15. *H. antiqua* MEIG. L'innervation de la coupule et du cil sensoriel

recouvrent densément (au nombre de 25—30) la partie proximale. La nervure *Sc* (*v. subcostalis*) porte 3 groupes de cupules sur sa surface inférieure, dont les 2 premières sont disposées dans la première chambre basale. Le premier groupe sous-costal (*subcostalis* I) placé le plus proximale de l'articulation



alaire, se compose de 8 cupules disposées en deux rangs verticaux parallèles. Le second groupe (*subcostalis* II), composé de 5—6 cupules, prend une position oblique par rapport au grand axe de l'aile; il est situé dans l'angle postérieur du sommet de la première chambre de la *v. Sc*. Les cupules du troisième groupe (*subcostalis* III) sont disposées sur un rang régulier. Le nombre de cupules ne dépasse pas le nombre de 8. Sur les ailes de certains spécimens ce groupe peut prendre une disposition différente. Les cupules forment deux rangs moins réguliers et leur forme est plus ovale. La grandeur de ces cupules oscille entre les limites de 5,5—7  $\mu$ .

La nervure radiale (*v. radialis*) a 4 groupe de cupules dont le dernier est composé de 2 sous-groupes. Sur la surface supérieure de la première chambre de cette nervure se trouvent 2 groupes de cupules. Le groupe plus rapproché (*radialis* I), composé de 6 cupules, est situé dans la partie postérieure de la nervure et forme un rang oblique par rapport au grand axe de l'aile. Les intervalles entre les cupules sont égaux. Les cupules sont de forme ovale avec des axes de 5,6  $\mu$  et 3,5  $\mu$ . Tout auprès, mais plus centralement, se trouve le second groupe (*radialis* II) qui est grand, avec 30—35 cupules, aux axes de 5—7  $\mu$ . Ce sont des cupules rondes. A la surface de la seconde chambre se trouvent les 2 groupes suivants des cupules. Le troisième groupe (*radialis* III) forme une série d'éléments disposés régulièrement au nombre de 9 cupules. Cette rangée est placée le long du bord antérieur de la nervure, au niveau de la partie proximale du troisième groupe sous-costal. Les cupules de ce groupe sont plus elliptiques et ont aussi un contour double; leurs axes sont de 5  $\mu$  et 7  $\mu$ . Le quatrième groupe de cupules (*radialis* IV) est situé distalement par rapport au groupe précédent, mais dans la moitié postérieure de la nervure *R*. On peut y distinguer, comme dans le moustique (*Aedes aegypti* L.), 2 sous-groupes. Le sous-groupe plus rapproché forme un rang de cupules plus éloignées l'une de l'autre que dans les groupes III *Sc*, I *R* et III *R*, tandis que le sous-groupe plus éloigné forme des agglomérations irrégulières. Le nombre de cupules dans les deux sous-groupes est de 5. L'axe de ces cupules rondes, au contour également double, est de 8  $\mu$ .

Les cupules séparées (Fig. 12) ont une disposition semblable à celle de *Drosophila melanogaster* MEIG. Une grande cupule (Fig. 15) aux dimensions de 13,5  $\times$  11  $\mu$  est située sur la nervure sous-costale, à la base de la nervure *h*, sur la surface supérieure. La structure extérieure de cette cupule est caractéristique. Une membrane convexe, sclérifiée, est entourée d'un anneau qui semble être composé de deux demi-lunes se joignant sur leurs deux pôles opposés. L'épaisseur de l'anneau change en relation au réglage, par la vis micrométrique, de la position supérieure ou inférieure de la cupule. Une cupule à la structure pareille, mais disposée obliquement envers la surface de l'aile, donc visible légèrement de profil, est située sur le bord postérieur de la *v. R*. Deux cupules suivantes, au contour double, sont situées terminalement sur la *v. R*<sub>1</sub>. Les dimensions de leurs axes oscillent entre 10—11  $\mu$ . 3 cupules se trouvent sur la nervure *R*<sub>4+5</sub> placées en intervalles réguliers au-delà de la ner-

vure *r-m* qui porte elle aussi 1 cupule. La forme et la grandeur de ces cupules ressemble aux cupules de la *v. R<sub>1</sub>*. Les autres nervures n'ont pas de cupules.

L'aile de *Hylemyia antiqua* MEIG. a 2 organes chordotonaux situés d'une manière semblable que chez *Drosophila melanogaster* MEIG.

### *Pegomyia betae* CURTIS

L'aile de cette espèce peut atteindre 5 mm de longueur, avec une largeur de 1,6 mm. La nervure costale se termine au sommet même de l'aile, à la jonction de la nervure *R<sub>4+5</sub>*. On peut y discerner 3 rétrécissements, dont le troisième doit être considéré comme une interruption, située d'une manière qui ressemble à celle de l'aile de *Hylemyia antiqua* MEIG. (Fig. 16).

Les organes sensoriels des ailes de cette espèce sont aussi, en principe, les mêmes que dans les ailes de *Hylemyia antiqua* MEIG. Ce sont donc:

1. *Sensillae trichoideae* avec caractères de *sensillae chaeticae* — les cils ou petits poils sensoriels;
2. *Sensillae chaeticae* — les soies sensorielles;
3. Les cupules.

Les petits poils sensoriels sont aussi situés ici seulement sur le bord antérieur de l'aile et sur la tégula alaire. Les cils très petits qui recouvrent la surface entière de l'aile et les cils sensiblement plus grands situés sur le bord postérieur et sur le sommet de l'aile n'appartiennent pas aux organes sensoriels, n'étant pas innervés. Leur structure morphologique est aussi différente.

Dans la partie basale de la *v. C*, c'est à dire à partir de l'articulation alaire jusqu'au premier rétrécissement, les petits poils sont les plus nombreux. Ils sont disposés sur le bord même de l'aile et forment deux rangs sur la surface supérieure et un rang sur la surface inférieure (Fig. 16, 17, 18). La dimension des petits poils s'accroît au fur et à mesure qu'ils s'éloignent de l'articulation alaire. Ils mesurent successivement 78  $\mu$ , 94  $\mu$ , 108  $\mu$ , 124  $\mu$ , 94  $\mu$  dans le rang inférieur et 84  $\mu$ , 108  $\mu$ , 121  $\mu$ , 189  $\mu$ , 243  $\mu$ , 216  $\mu$  dans le rang marginal. Les deux derniers petits poils sont les plus grands et plus épais. On peut donc discerner ici 3 types de petits poils: les petits de 60—100  $\mu$ , les moyens de 101—130  $\mu$  et les grands de 180—250  $\mu$ . Dans la partie suivante du bord antérieur de l'aile, c'est à dire dans le voisinage de la nervure *h*, entre le premier et le second rétrécissement de la *v. C*, les petits poils sont disposés en trois rangs: sur le bord même de l'aile et sur la surface supérieure et inférieure de la nervure. Les cils marginaux sont les plus longs et les plus épais. Leur grandeur est entre les limites de 110—130  $\mu$ , avec une épaisseur de 6  $\mu$  à la base. Les cils situés sur la surface inférieure de la nervure sont les plus délicats et mesurent 67—90  $\mu$ , avec 3  $\mu$  d'épaisseur à la base. Les cils de la surface supérieure ont des dimensions intermédiaires — 90—107  $\mu$  de longueur et 5,5  $\mu$  de largeur à la base.

La partie restante de *v. C* possède, en outre de petits poils sensoriels, encore des cônes. Ils sont situés le long du bord de l'aile en 2 rangs. Leurs dimensions

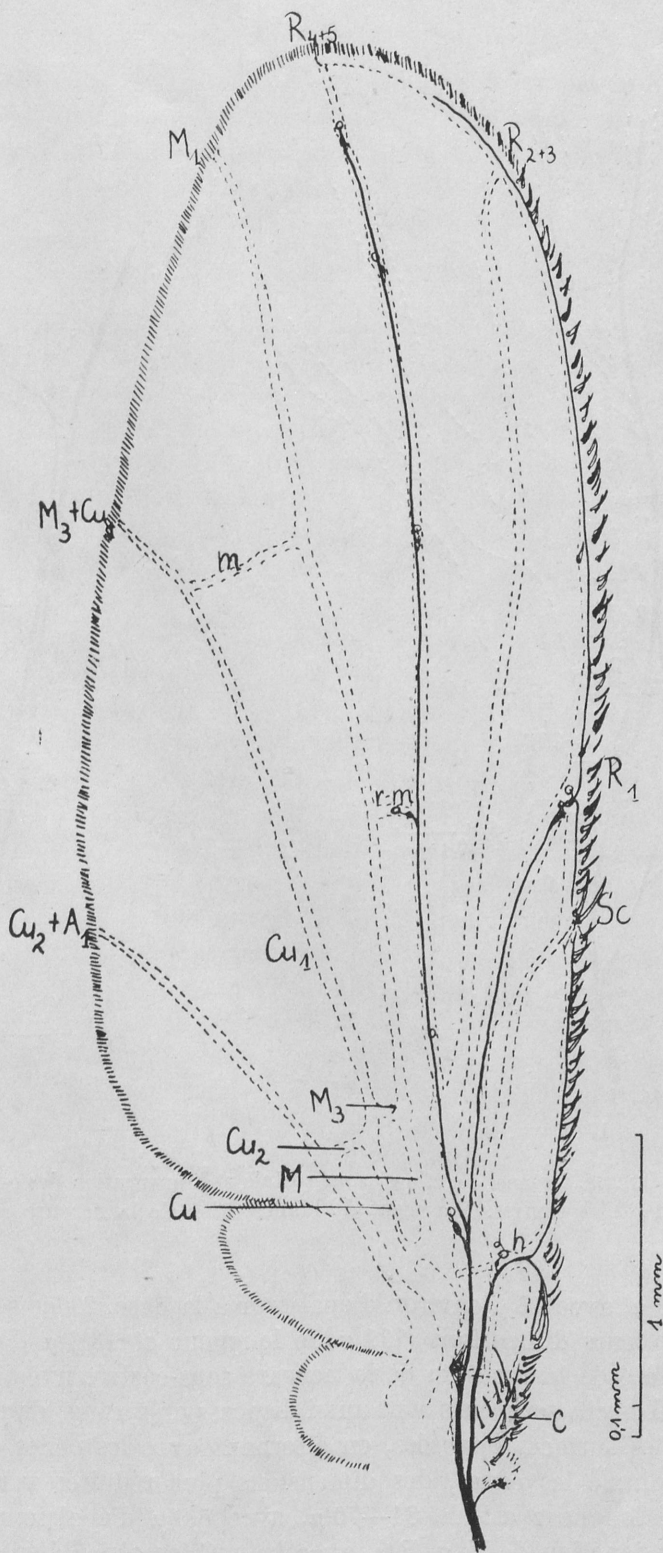


Fig. 16. *Pegomyia betae* CURTIS. Répartition des nerfs dans l'aile



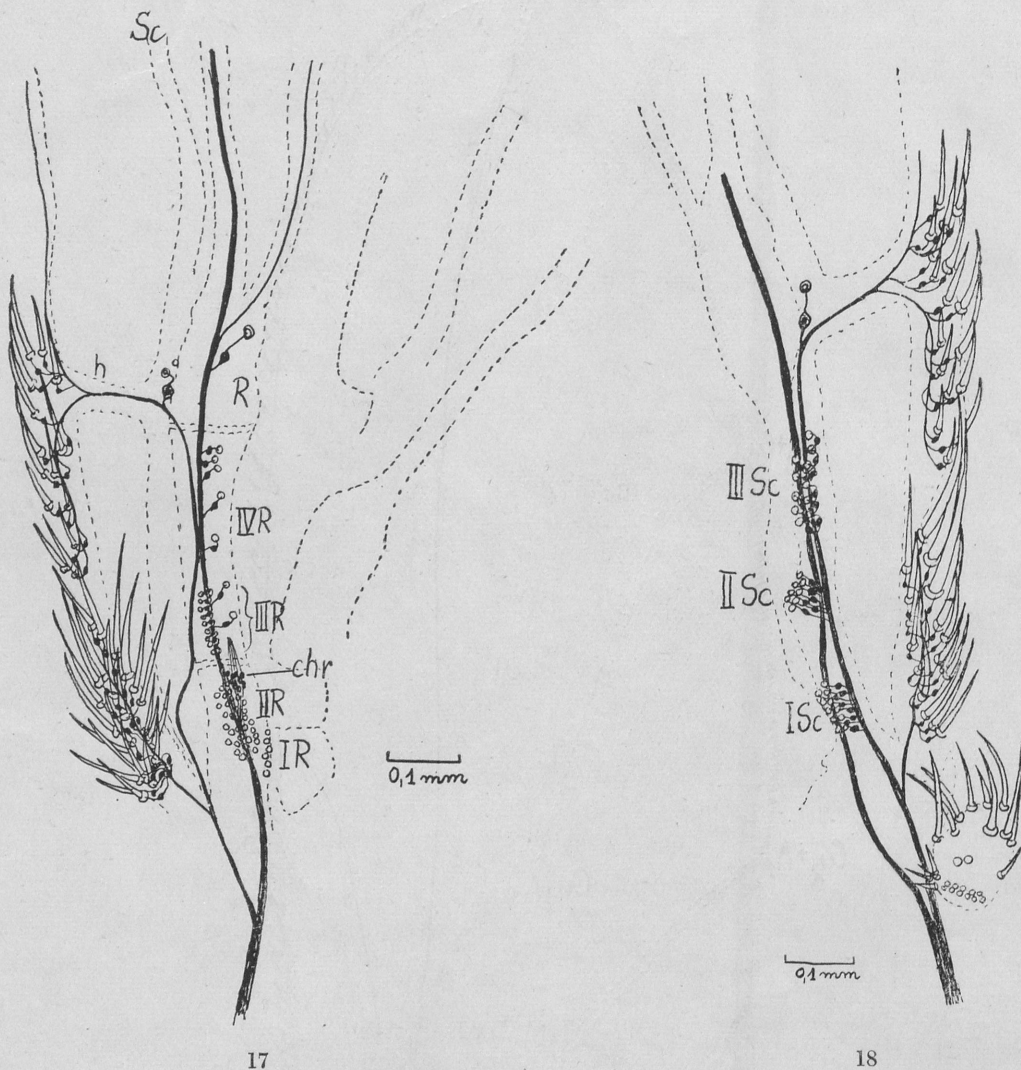


Fig. 17. *P. betae* CURTIS. Le nerf costale et sous-costale et l'innervation des organes sensoriels  
 Fig. 18. *P. betae* CURTIS. Fragment de l'innervation de la nervure radiale

sont de  $56-40\ \mu$ , avec  $10\ \mu$  environ d'épaisseur à la base. 2 des cônes diffèrent des autres par leurs dimensions ( $111\ \mu$  de longueur et  $13,5\ \mu$  d'épaisseur. Ils sont situés à côté de la jonction de la nervure sous-costale avec le bord antérieur de l'aile. Les cils sensoriels sont aussi disposés en 2 rangs dans cette partie de l'aile, sur des surfaces opposées, en alternant avec les cônes (Fig. 20). Ils démontrent, comme les cônes, des dimensions plus réduites vers le sommet de l'aile. Leur longueur est de  $84-70\ \mu$ , avec  $5,6\ \mu$  d'épaisseur. En dehors de l'endroit de jonction de la  $v. R_{2+5}$  avec la  $v. C$  les cônes disparaissent. Les cils sensoriels demeurent seuls, disposés en un seul rang. Ils perdent cependant

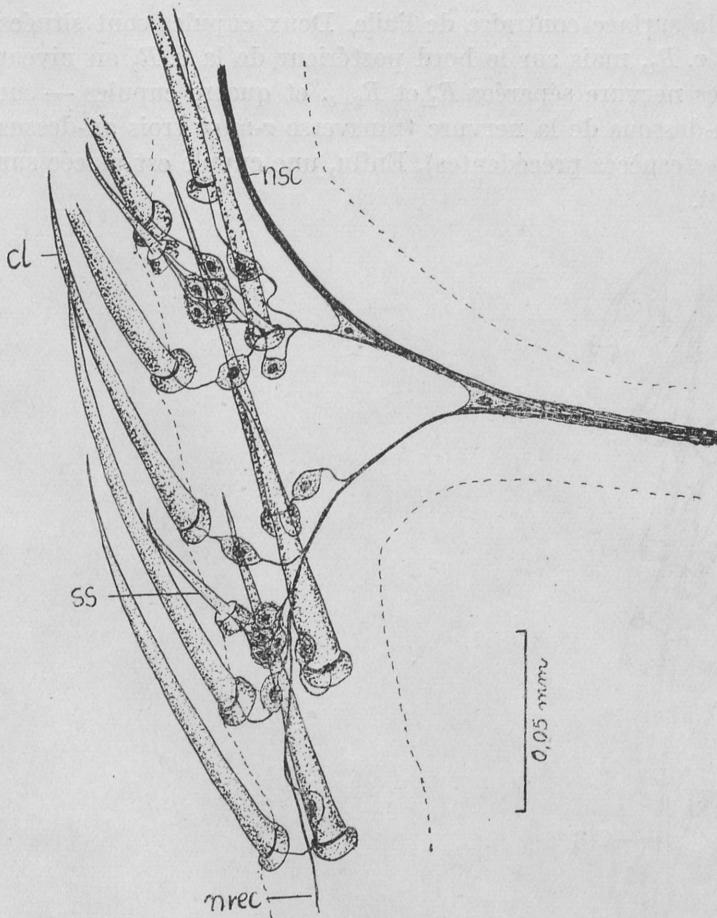


Fig. 19. *P. betae* CURTIS. Fragment du bord antérieur de l'aile. L'innervation et les organes sensoriels, dans la région de la *v.h*

le contact avec le système nerveux. Les cônes ne sont pas innervés, ils ne peuvent donc pas appartenir aux organes cuticulaires sensoriels.

Le bord de l'aile abonde en soies sensorielles innervées au moyen d'un groupe composé de 3—5 cellules neuro-sensorielles. Ces soies sensorielles apparaissent en un nombre considérablement moindre que le cils et les cônes et se trouvent sur la surface supérieure et la surface inférieure de la nervure. On peut apercevoir les premières d'entre elles dans les alentours de la *v. h*, les dernières au-delà de la *v. R<sub>2+3</sub>*. Ces soies sensorielles sont beaucoup plus petites et plus délicates que les cils sensoriels, fixées dans une large embase et légèrement arquées aux extrémités très aiguës. La longueur de ces soies est de 32—35  $\mu$  (Fig. 19).

Les cupules sensorielles sont situées ici, séparément ou en groupes, comme chez les autres Diptères. La disposition des cupules séparées ressemble pour la plupart à celle des Diptères mentionnés plus haut. Une cupule très grande se trouve à l'endroit où la *v. Sc* croise la nervure *h*, une seconde est au même

niveau, sur la surface contraire de l'aile. Deux cupules sont situées terminalement sur la  $v. R_1$ , mais sur le bord postérieur de la  $v. R$ , au niveau où elle se ramifie en les nervures séparées  $R_1$  et  $R_{2+5}$ , et quatre cupules — sur la  $v. R_{2+5}$ , dont une au-dessous de la nervure transverse  $r-m$  et trois au-dessus (elle manquait dans les espèces précédentes). Enfin, une cupule est placée sur la nervure  $r-m$  (Fig. 16).

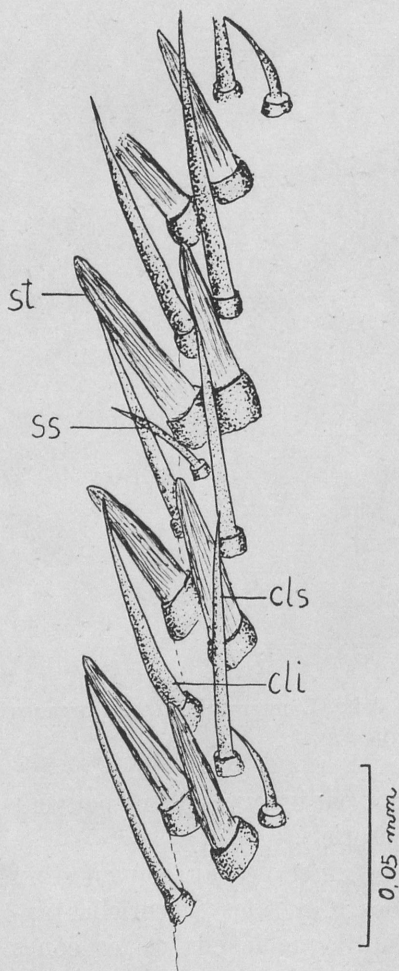


Fig. 20. *P. betae* CURTIS. La partie distale du bord antérieur de l'aile

Le nombre de groupes de cupules et leur disposition dans la partie basale de l'aile ressemble aux conditions existantes chez *Hylemyia*. Il y a donc ici 3 groupes sous-costaux de cupules (Fig. 18) sur la surface inférieure et 4 groupes radiaux de cupules (Fig. 17) sur la surface supérieure de la nervure. Tous les groupes occupent une position pareille à celle de *Hylemyia*, mais le nombre de cupules dans les groupes sous-costaux est plus grand. En outre les cupules du groupe III *Sc* (*subcostalis* III) sont toujours disposées en 2 rangs. Chez *Hylemyia antiqua* MEIG., prédominent les ailes où ce groupe était disposé en un seul rang. Les cupules sensorielles se trouvent aussi sur la tégula alaire et



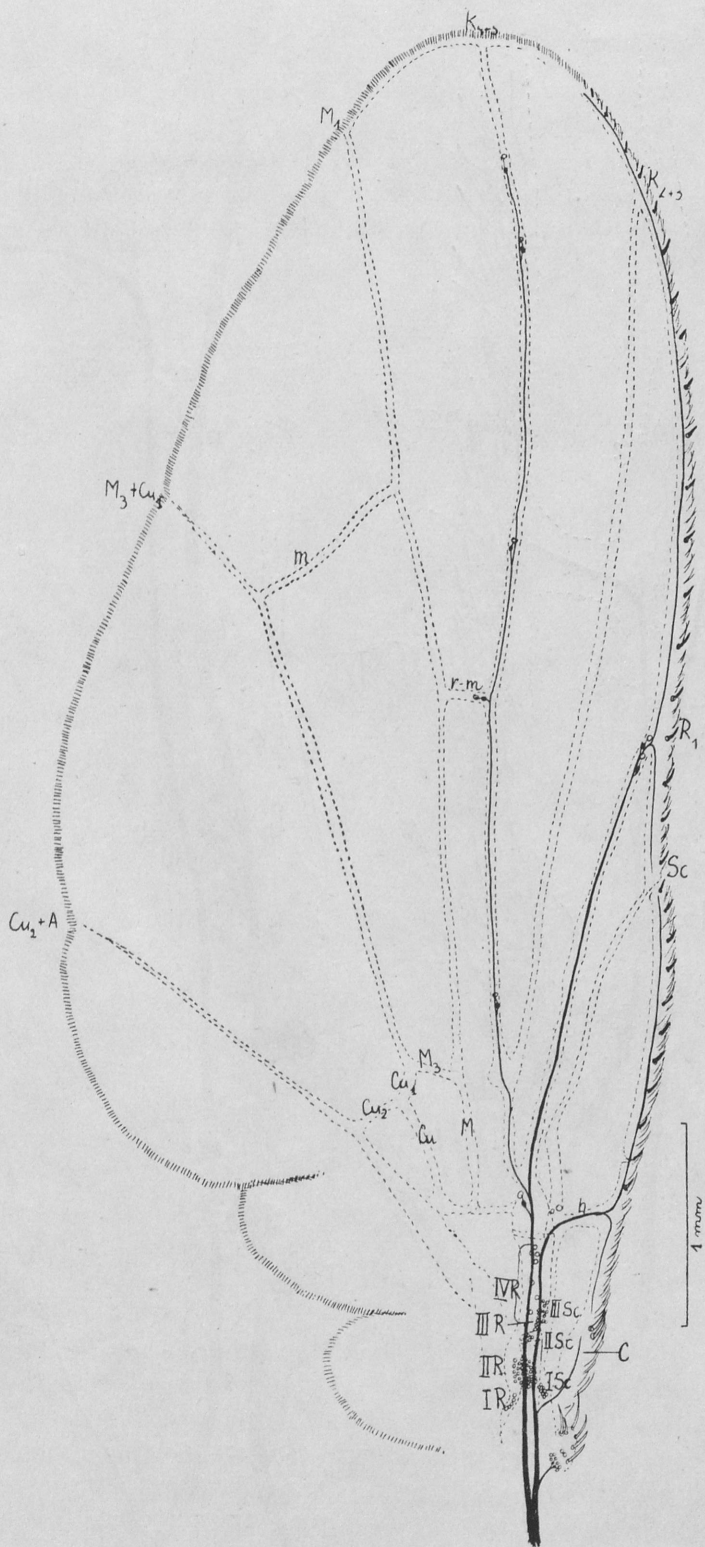
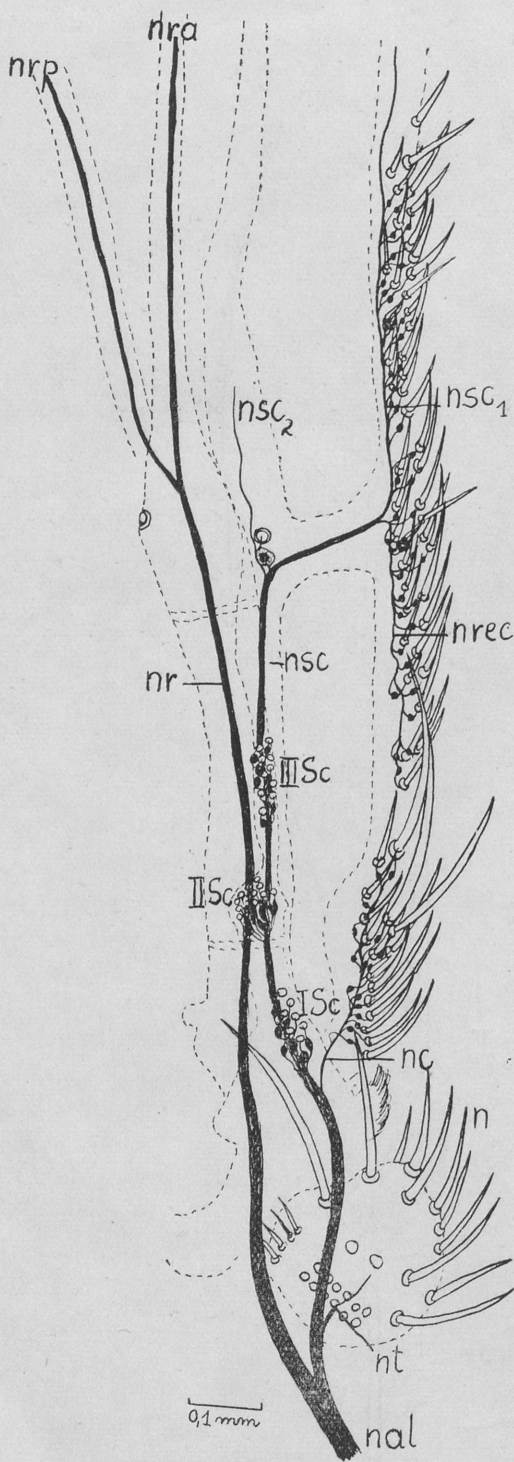
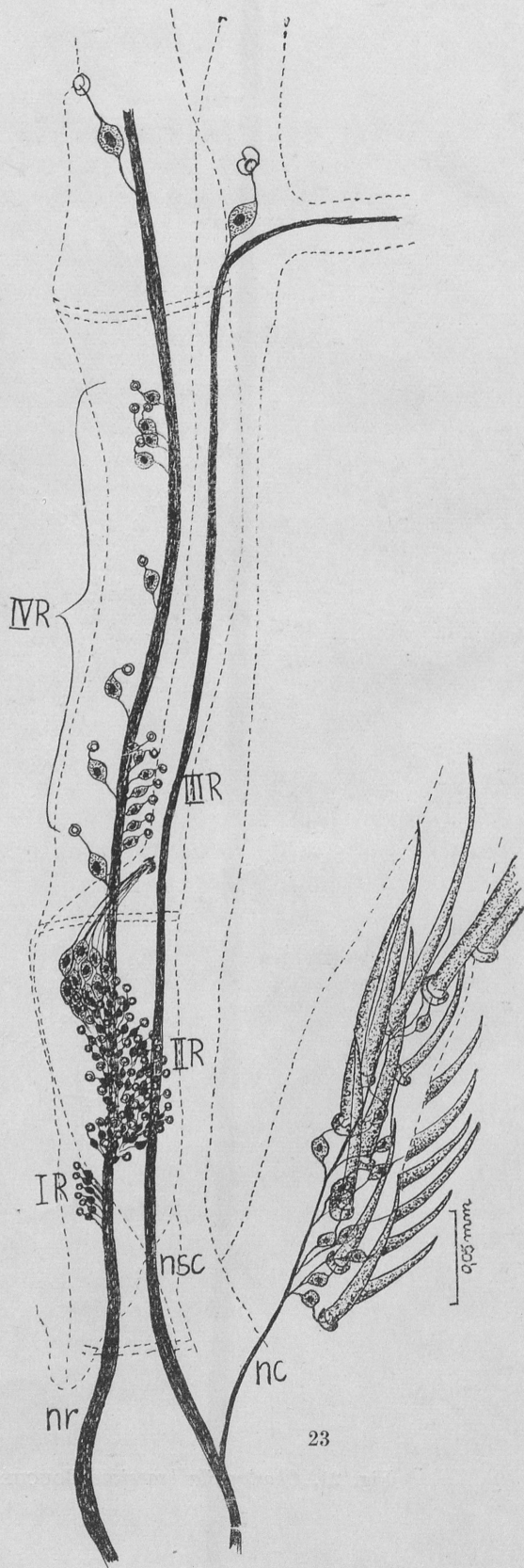


Fig. 21. *Chortophila brassicae* BOUCHÉ. Répartition des nerfs dans l'aile



22



23

forment à sa base 2 longues rangées. Deux cupules séparées sont au-dessus d'elles.

Les organes sensoriels suivants sont les organes chordotonaux qui apparaissent aussi, probablement, au nombre de 2. L'un d'eux, c'est l'organe chordotonal radial (*chordotonalis radialis*), situé dans les bornes de la *v. R* et innervé par le nerf radial (Fig. 17). Cet organe se compose de 10 cellules neuro-chordotonaux environ, disposées au-dessus du second groupe radial de cupule, mais encore dans les bornes de la première chambre de la *v. R*. Leurs axones centrifuges rassemblés en un seul point passent à la seconde chambre en formant avec les cellules un arc recourbé, dirigé vers le sommet et vers la surface inférieure du bord postérieur de la veinule en question. Les vacuoles et les clous des axones centrifuges sont distinctement visibles dans l'organe. Le second organe devrait se trouver, comme chez les autres Diptères, dans la tégula alaire. Il n'a pas été coloré, cependant, comme les cellules qui innervent les cils et les cupules de la tégula alaire. Il n'est que peu probable que la tégula ne soit pas innervée, d'autant plus qu'il existe un nerf tégulaire qui, chez d'autres espèces des Diptères, se ramifie pour donner le nerf chordotonal préalaire et de nombreuses fibres nerveuses qui innervent les organes sensoriels. Il est probable qu'à la suite d'une forte sclérotisation, surtout de la tégula, le colorant n'a pu pénétrer entièrement, soit dans une quantité insuffisante pour pouvoir le fixer.

### *Chortophila brassicae* BOUCHÉ

L'aile est un peu plus grande que l'aile de *Pegomyia betae* CURTIS et mesure environ 6 mm de longueur et 2,5 mm de largeur. Les différences dans la nervation des ailes de ces deux espèces sont minimales. La *v. C* chez *Chortophila brassicae* BOUCHÉ atteint cependant l'orifice de la *v. M<sub>4</sub>*, au delà du sommet de l'aile (comme chez *Hylemyia antiqua* MEIG.). La position des rétrécissements de cette nervure est identique à celle de l'espèce précédente, avec la seule différence que le rétrécissement médial ressemble plutôt à une interruption (Fig. 21).

L'aile de *Chortophila* est plus fortement sclérifiée que l'aile de *Pegomyia* et, par la suite, tous les organes sensoriels ont subi une sclérotisation plus prononcée. Cependant, les genres des organes sensoriels et leur disposition ne diffèrent pas de ceux de *Pegomyia* et sont:

1. *Sensillae trichoideae* avec caractères des *sensillae chaeticae* — les cils ou le petits poils sensoriels;
2. *Sensillae chaeticae* — les soies sensorielles;
3. *Sensillae campaniformes* — les cupules.

Fig. 22. *Ch. brassicae* BOUCHÉ. La base de l'aile. L'innervation et les organes sensoriels de la surface inférieure

Fig. 23. *Ch. brassicae* BOUCHÉ. La base de l'aile. L'innervation et les organes sensoriels de la surface supérieure



Les cils sensoriels et les soies apparaissent sur le bord antérieur de l'aile, où se trouvent aussi les cônes n'appartenant pas aux organes sensoriels. La disposition des cupules séparées est identique avec leur disposition sur l'aile de *Pegomyia*. La disposition des groupes de cupules est semblable. Les différences consistent seulement dans le nombre des cupules qui forment des groupes séparés. Ainsi le second groupe sous-costal (*subcostalis* II) compte 12 cupules environ, tandis que le groupe homologue chez *Pegomyia* ne dépasse pas le nombre de 8. De même, le troisième groupe sous-costal (*subcostalis* III) a 2 cupules de plus chez *Chortophila*. Mais le quatrième groupe radial (*radialis* IV), composé de même de deux sous-groupes, contient seulement 4 cupules (chez *Pegomyia* chaque sous-groupe était de 5 cupules). Les cupules de la tégula alaire sont disposées de la même manière que celles de la tégula d'espèce précédente, seulement le nombre de soies sensorielles est plus grand (Fig. 21, 22, 23).

Chez *Chortophila brassicae* BOUCHÉ un seul organe chordotonal, déterminé comme radial, a été coloré (Fig. 23). Son nerf (*chordotonalis radialis*) se sépare du nerf radial plus ou moins au niveau de la moitié du second groupe radial de cupules et se désagrège en un faisceau de fibrilles nerveuses qui sont des axones centripètes des cellules neuro-chordotonales. Ces cellules, au nombre de 10, très rapprochées l'une de l'autre, forment un organ arqué vers la partie postérieure de l'aile. Leurs axones centrifuges se dirigent en un ligne oblique vers le bord antérieur de la *v. R* et s'attachent à sa surface inférieure.

Le second organe chordotonal n'a pas été coloré probablement par suite des causes mentionnées pour *Pegomyia betae* CURTIS. Il devrait se trouver dans la tégula alaire, vers laquelle se dirige le nerf tégulaire. Chez *Chortophila brassicae* BOUCHÉ on voit seulement des cellules portant de ce nerf et plusieurs cupules situées à la base de la tégula (Fig. 22). On pourrait supposer, que la partie plus distale de la tégula n'a pas été colorée. Il est fort peu probable que les cupules plus éloignées et les soies sensorielles soient entièrement dépourvues d'un contact avec le système nerveux. Il se peut que le degré très considérable de sclérotisation ne permette pas d'apercevoir des cellules faiblement colorés et leurs axones.

### *Fannia canicularis* DEG.

Les ailes de cette espèce sont moins sclérifiées que les ailes de *Chortophila brassicae* BOUCHÉ ni même celles de *Pegomyia betae* CURTIS. La grandeur de l'aile est de 5,5 mm environ de longueur et de 2 mm environ de largeur. La nervure costale a deux rétrécissement et une interruption, comme chez *Hylemyia antiqua* MEIG. et *Pegomyia betae* CURTIS et atteint la jonction de la *v. M*<sub>1</sub>. En fait d'organes sensoriels on peut discerner:

1. *Sensillae trichoideae* avec caractère de *sensillae chaeticae* — les cils ou les petits poils sensoriels;
2. *Sensillae chaeticae* — les soies sensorielles;
3. *Sensillae campaniformes* — les cupules.

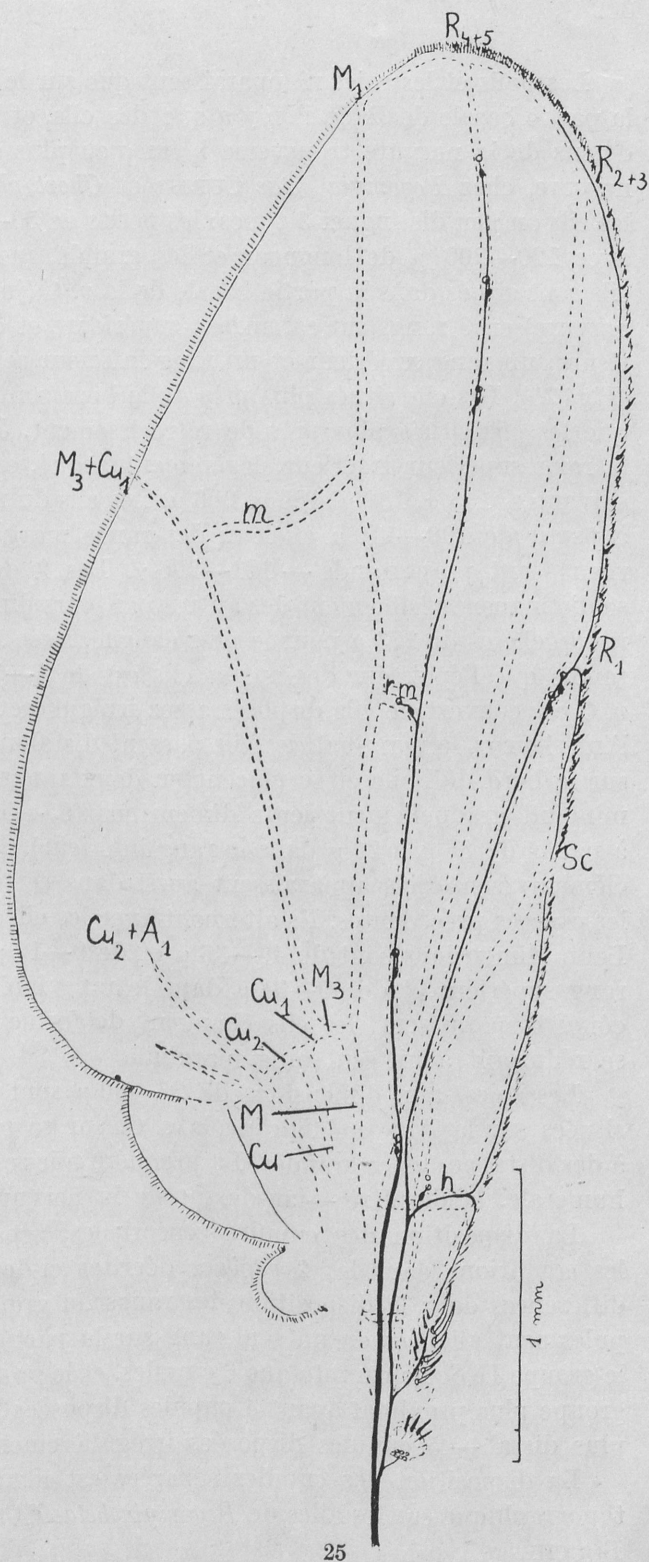
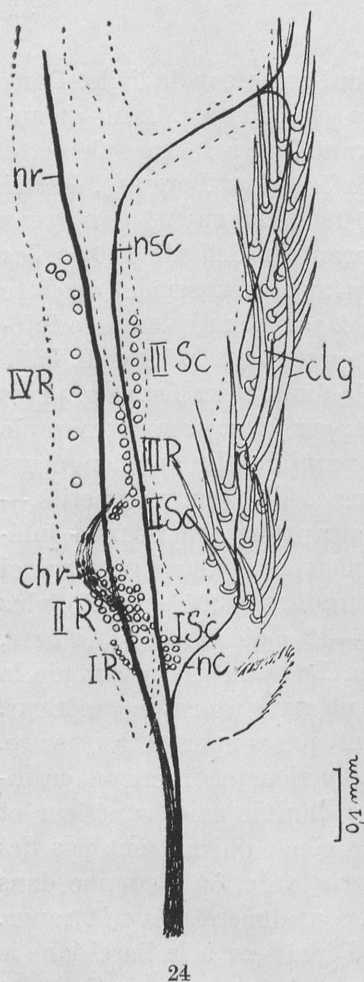


Fig. 24. *Fannia canicularis* DEG. Répartition des nerfs dans l'aile  
 Fig. 25. *F. canicularis* DEG. L'innervation et les organes sensoriels à la base de l'aile

Les poils et les soies n'apparaissent que sur le bord antérieur de l'aile. Dans la partie basale de l'aile il n'y a que des cils, et les soies n'apparaissent qu'au-dessus de la nervure transverse *h* (un peu plus avant, car à la base de cette nervure, chez *Pegomyia betae* CURTIS et *Chortophila brassicae* BOUCHÉ). Parmi les cils on peut distinguer 3 types: les petits de 50—100  $\mu$  de longueur, les moyens avec 120—200  $\mu$  de longueur et les grands, mesurant au-delà de 200  $\mu$ . Les cils sont situés dans la partie basale de la *v. C* (jusqu'au rétrécissement de cette nervure) en 3 rangs sur sa surface supérieure et en 2 rangs sur sa surface inférieure; un rang supérieur et un rang inférieur se trouvent sur le bord de l'aile (Fig. 25). Les cils situés plus près de la base sont de dimensions moins grandes que les cils situés plus près de rétrécissement. Je peux citer comme exemple le rang supérieur intérieur, légèrement arqué, est muni de cils aux longueurs suivantes: 103  $\mu$ , 180  $\mu$ , 186  $\mu$ , 206  $\mu$ . Les cils du rang médial sont plus petits — à partir de 100—110  $\mu$  et ceux des rangs marginaux (rang supérieur et inférieur) sont plus grands — 171—208  $\mu$ . Les 2 derniers cils du rang marginal se distinguent visiblement des autres par leurs dimensions, de 300  $\mu$  pour le plus rapproché et de 273  $\mu$  pour le plus éloigné, avec 11—12  $\mu$  d'épaisseur à la base, tandis que l'épaisseur des autres cils est de 7—9  $\mu$ . Le segment suivant de la *v. C* est couvert de cils disposés assez irrégulièrement sur 3 rangs: le supérieur, l'inférieur et le marginal; les cils passent distalement, par rapport à la nervure, sur le bord de l'aile et se placent en deux rangs, supérieur et inférieur, en diminuant graduellement leurs dimensions (65—51  $\mu$  dans le rang supérieur et à partir de 86  $\mu$  à 70  $\mu$  dans le rang inférieur). Des cônes qui ne sont pas des éléments sensoriels apparaissent aussi dans cette partie de l'aile comme dans les espèces précédentes. Ils alternent avec les cils et sont donc placés en 2 rangs. Leurs dimensions sont de 46—35  $\mu$  et de 9—10  $\mu$  d'épaisseur à la base dans le rang supérieur et de 49—38  $\mu$  dans le rang inférieur. Au sommet de l'aile les cônes disparaissent, les cils changent de forme et deviennent plus droits, en se réduisant à un seul rang marginal.

Les soies, aux dimensions de 27—30  $\mu$  sont fortement arquées. Elles sont situées sur la ligne médiale de la *v. C*, sur sa surface supérieure et inférieure à des distances assez grandes. La première soie se trouve au-dessus de la nervure humérale, la dernière — au-dessus de la nervure  $R_{2+3}$ .

La disposition des cupules sensorielles, séparées ou en groupes, rappelle les conditions dans les 2 espèces décrites ci-dessus. On peut noter certaines différences dans la disposition des rangs du groupe III *Sc*, dans lequel les cupules sont alignées en un seul rang sur la partie inférieure de l'aile. En outre, le groupe II *Sc* ne compte que 6 cupules, et le groupe IV *R* — 9 cupules; le sous-groupe plus proximal ayant 4 cupules disposées linéairement, et le sous-groupe plus distal — 5 cupules disposées irrégulièrement.

La disposition des cupules séparées est identique avec leur dissémination topographique sur les ailes de *Pegomyia betae* CURTIS et de *Chortophila brassicae* BOUCHÉ.

Il en est de même avec les organes chordotonaux.



*Musca domestica* L.

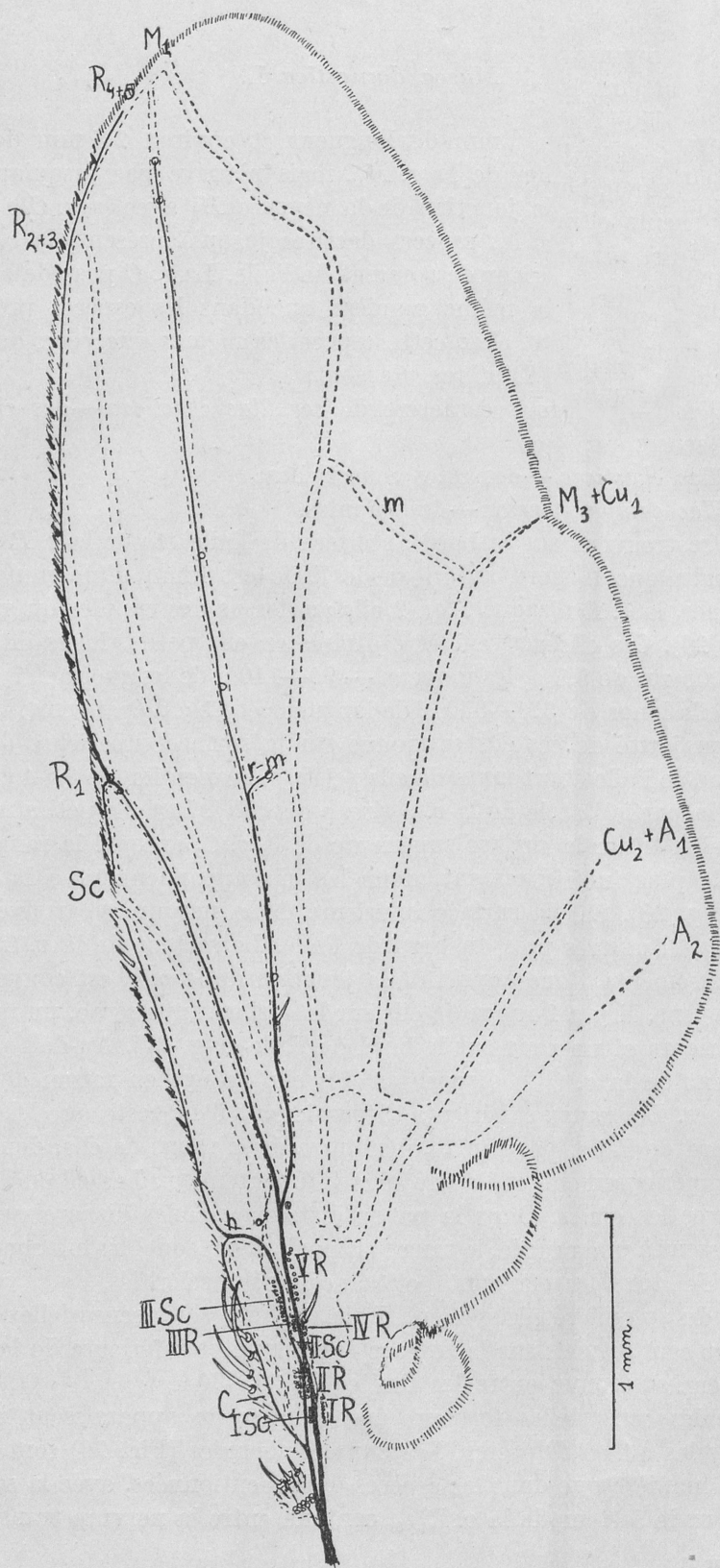
L'aile mesure environ 6 mm de longueur et environ 2,5 mm de largeur. La *v. C* atteint la jonction de la *v. M<sub>1</sub>*, mais n'arrive pas jusqu'au sommet même de l'aile, puisque la jonction de la nervure *M<sub>1</sub>* avec la *v. C* a lieu sous le sommet de l'aile. Chez les espèces décrites jusqu'à présent, la *v. M<sub>1</sub>* était terminée sur le bord antérieur de sommet de l'aile. La *v. C* possède aussi 3 rétrécissements situés de la même manière que dans les espèces précédentes. Les organes sensoriels sont chez cette espèce les mêmes que ceux qui ont été décrits jusqu'ici pour les Diptères. Ce sont:

1. *Sensillae trichoideae* à caractère de *sensillae chaeticae* — les cils ou les petits poils sensoriels;
2. *Sensillae chaeticae* — les soies sensorielles;
3. *Sensillae campaniformes* — les cupules.

Les cils se trouvent sur le bord antérieur de l'aile et sur la *v. R* (*vena radialis*). Tandis que le bord antérieur de l'aile est muni d'un grand nombre de ces organes, la *v. R* n'a que 1 ou 2 cils au-dessus des cupules du groupe III et IV (Fig. 26). Ces cils peuvent être divisés en cils petits, longs de 70—85  $\mu$  avec une épaisseur de 5,5  $\mu$ , les moyens — 90—140  $\mu$  de longueur et 7  $\mu$  d'épaisseur et les cils longs de 324—350  $\mu$  de longueur et 11  $\mu$  d'épaisseur (à la base). La grande majorité de ces cils se trouve sur la surface supérieure de la *v. C*, le bord même de l'aile étant muni de cils petits, à l'exception de 3—4 cils grands situés dans la partie basale de la *v. C* (*vena costalis*). Les cils petits recouvrent aussi presque en entier la surface supérieure de la *v. C*, excepté la rangée de ces cils située le plus intérieurement, dont les cils appartiennent à la catégorie moyenne (Fig. 28). Sur la surface inférieure de la nervure se trouve un rang de cils petits, situé très près du bord de l'aile. Le secteur de la *v. C* entre les deux rétrécissements, donc auprès de la jonction de la *v. h*, est couvert de cils petits et moyens. Il y a 2 rangs de cils sur la surface supérieure, un rang sur la surface inférieure et un rang sur le bord de l'aile (Fig. 27). Au-delà du second rétrécissement de la *v. C* la disposition des cils change en raison de l'apparition des cônes. Les rangs supérieurs disparaissent, il ne reste que le rang inférieur. Le bord de l'aile, par contre, démontre deux rangs de cils, dont l'un est situé plus supérieurement et l'autre plus inférieurement. Les cils de ces rangs alternant avec les cônes. Dans la partie distale les cônes disparaissent, et les cils se réduisent à une rangée, le rang marginal, dans lequel les cils sont disposés densément. Ici tous les cils sont petits, mais plus sclérifiés.

Au-delà du second rétrécissement de la *v. C* des soies sensorielles apparaissent aussi et sont situées sur la surface supérieure et inférieure de la nervure. Leur longueur se trouve entre les limites de 24—30  $\mu$ .

Les cupules sensorielles forment des groupes ou apparaissent isolément, comme dans les autres Diptères. Les cupules séparées (Fig. 26) sont disposées de la même manière que dans les espèces déjà mentionnées, avec la seule différence que, sur le secteur de la *v. R<sub>4+5</sub>*, contenu entre la nervure transverse *r-m*



et le sommet de l'aile, il y a 4 cupules et non pas 3, comme dans les autres espèces. Deux d'entre elles se trouvent près de la nervure *r-m* et deux auprès du sommet de l'aile.

Les groupes de cupules sont situés, en principe, d'une manière semblable que ceux des espèces dont il a été question plus haut (Fig. 27). Il y a 3 groupes de cupules sur le côté inférieur de la *v. Sc*, dont le premier est de 12—14 cupules alignées en 2 rangs réguliers, de 6—7 cupules chacun. Les cupules plus proximales sont un peu plus petites ( $5\ \mu$ ) que les cupules plus distales. La paire de cupules située le plus distalement est la plus grande ( $8\ \mu$ ). Le second groupe est composé de 4 cupules environ; le troisième, par contre, est relativement grand car il compte 15 cupules disposées en une ligne régulière qui suit l'axe long de la *v. Sc*. Des altérations plus importantes peuvent être remarquées dans les groupes radiaux. Elles concernent le nombre de groupes et, en partie, leur disposition. Le groupe I, composé de 6—7 cupules, occupe une position semblable à celle des ailes des autres Diptères, c'est à dire qu'il est situé sur le bord postérieur de la *v. R*. Ces cupules sont de forme éllipsoïdale aux axes des  $4,5 \times 5,5\ \mu$ . Le second groupe, avec le plus grand nombre de cupules, semble se composer de 2 sous-groupes. L'un d'eux, très grand, correspond au point de vue de sa position au second groupe radial des autres Diptères; l'autre, petit, formé par 5—6 cupules est déplacé dans la direction du bord postérieur de la *v. R*. Les groupes III, IV et V sont situés sur la surface de la seconde chambre de la nervure radiale. Le groupe III, composé de 9 cupules est situé en une longue rangée sur le bord antérieur de la *v. R*, tandis que le groupe IV, de 3—4 cupules, s'étend dans la moitié postérieure de la nervure. Le groupe V, composé de 9 cupules, s'étend au milieu de la nervure. L'axe des cupules du groupe III ne dépasse pas  $3,5\ \mu$ , et celui des groupes IV et V —  $5,5\ \mu$ .

Les organes chordotonaux au nombre de 2 sont disposés de la même manière que ceux des espèces mentionnées plus haut (comme *Drosophila melanogaster* MEIG., *Hylemyia antiqua* MEIG. et *Fannia canicularis* DEG.).

### *Calliphora vicina* ROB.—DESV.

L'aile de cette espèce est la plus grande de toutes les espèces décrites ici. Sa longueur est de 8 mm environ, avec une largeur de 3,2 mm environ. Le parcours de la nervure costale rappelle les conditions existantes sous ce rapport chez *Musca domestica* L. La partie basale de la nervure *C* est roulée vers le bas de façon que le bord de l'aile proprement dit est situé plus intérieurement que le bord antérieur de l'aile formé secondairement, à la suite de l'enroulement de la *v. C*. Les ailes sont fortement sclérifiées, ce qui cause une sclérotisation plus grande des organes sensoriels qui ressemblent aussi aux organes sensoriels apparaissant sur les ailes de *Musca domestica* L. Ce sont:

Fig. 26. *Musca domestica* L. Répartition des nerfs dans l'aile



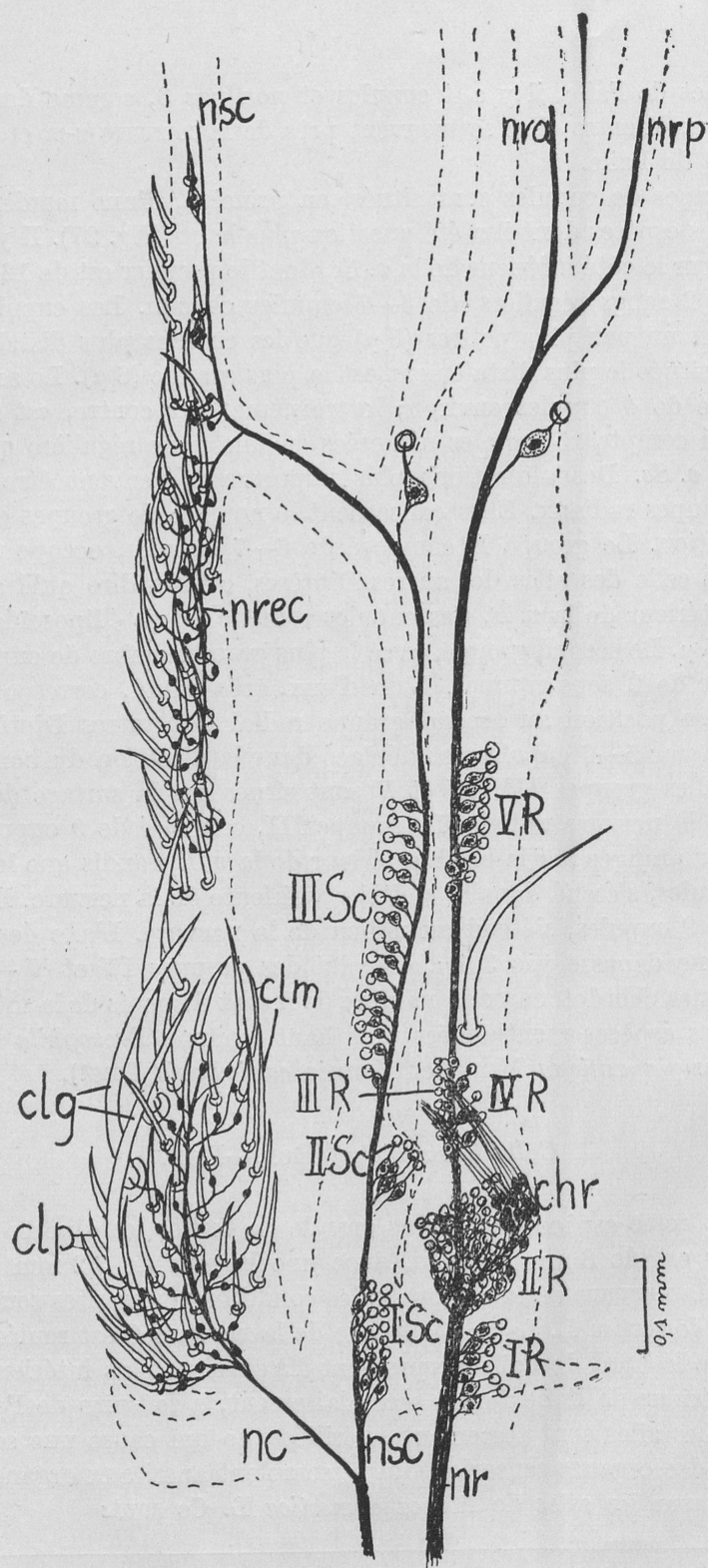


Fig. 27. *M. domestica* L. L'innervation et les organes sensoriels à la base de l'aile

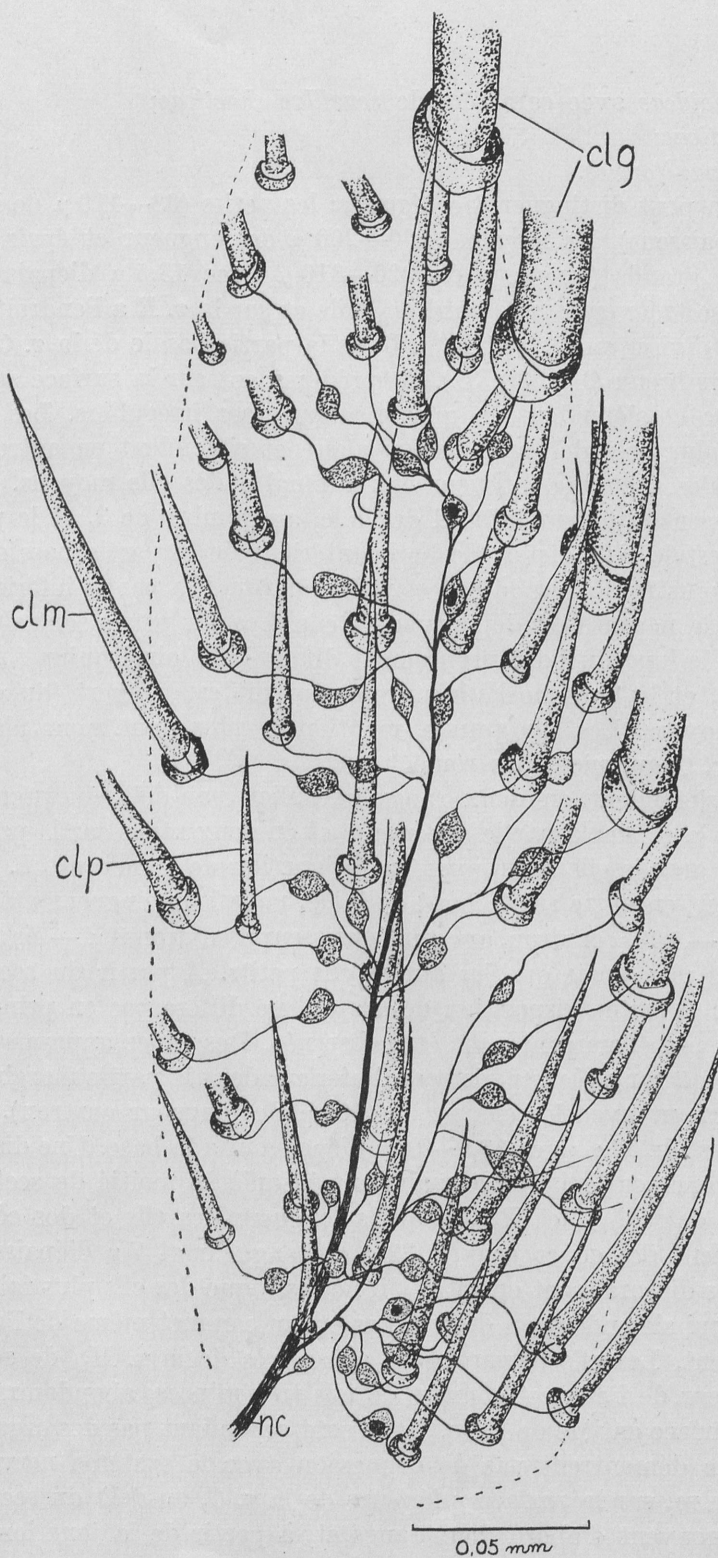


Fig. 28. *M. domestica* L. Les organes sensoriels et leur innervation à la base de la nervure costale



Fig. 29. *M. domestica* L. L'innervation du premier groupe sous-costal de cupules

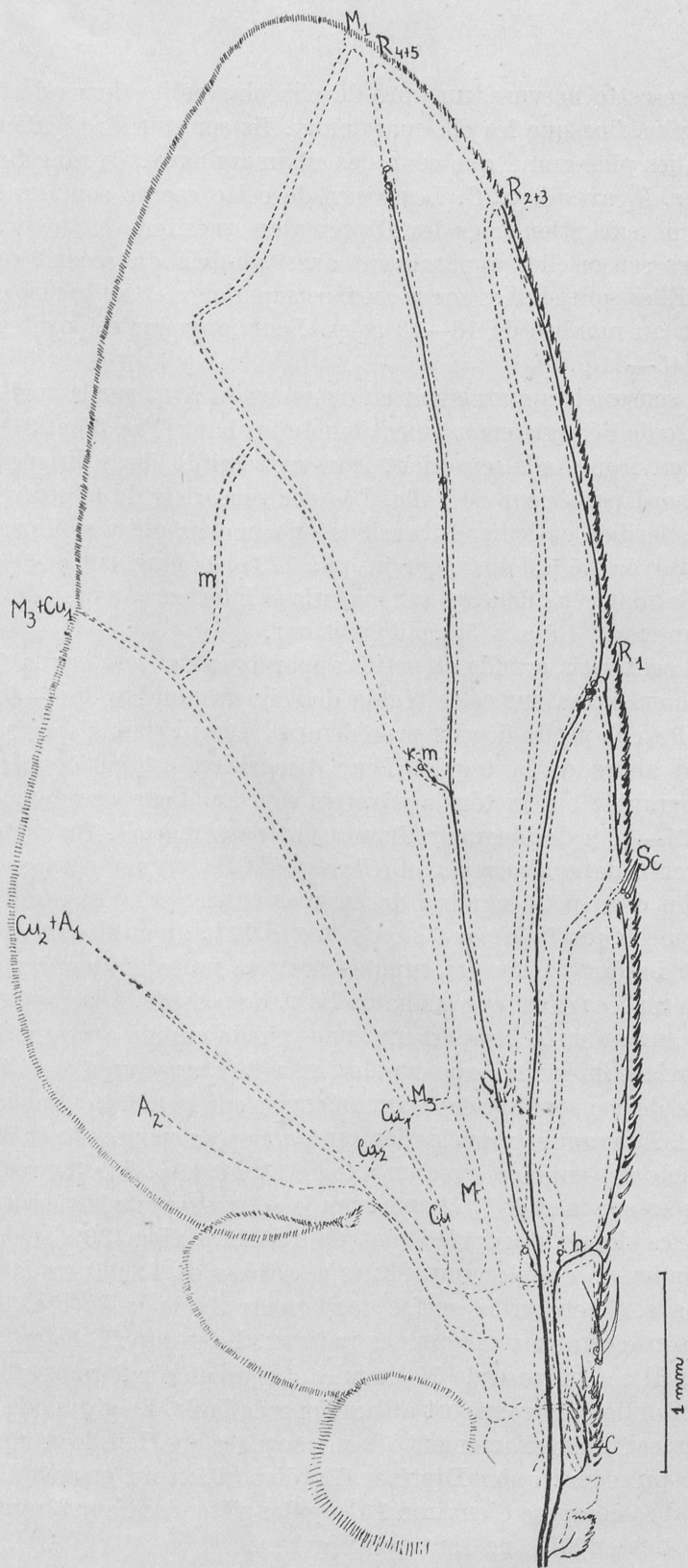
1. *sensillae trichoideae* avec caractère de *sensillae chaeticae*;
2. *sensillae chaeticae*;
3. *sensillae campaniformes*.

Parmi les cils on peut distinguer 3 catégories: les petits (68—110  $\mu$  de longueur et 5,5  $\mu$  d'épaisseur), les moyens (160—200  $\mu$  de longueur et épais 8  $\mu$  à leur base) et les grands (longueur de 220—310  $\mu$  avec 13,5  $\mu$  d'épaisseur à la base). Ces cils se trouvent sur le bord de l'aile et sur la *v. R* à l'endroit où elle s'étend pour se diviser en  $R_{2+3}$  et  $R_{4+5}$ . Dans la partie basale de la *v. C* les cils sont les plus nombreux (Fig. 30, 31). Ils prédominent sur la surface supérieure de la nervure et s'étendent en quatre rangs assez irréguliers. Les cils petits se trouvent plus près de l'articulation alaire et s'étendent en outre en deux rangées médiales. Le rang intérieur et marginal a des cils moyens. Les grands cils apparaissent aussi sur le bord de l'aile, au nombre de 3, et le plus grand d'entre eux est le plus distal. Le bord antérieur de la partie basale de l'aile est plus ou moins roulé vers le bas et voilà pourquoi la partie inférieure proprement dite de la nervure est dépourvue de cils. Les cils petits sont situés sur la partie roulée le long du bord proprement dit de l'aile ainsi qu'un forme d'un rang intérieur, et le bord de l'aile proprement dit est couvert (du côté inférieur) de cils moyens. Les cils grands, mentionnés plus haut, sont placés sur le bord de la *v. C* qui n'est pas roulé.

Les cils petits s'étendent en deux rangs irréguliers, au-delà du premier rétrécissement de la *v. C*, sur la partie supérieure et en deux rangs sur la partie inférieure. Les plus grands cils se trouvent à la jonction de la nervure *h*. Les cils petits se trouvent en outre sur le bord de l'aile, mais leur longueur atteint la limite supérieure — 100  $\mu$  environ, avec une épaisseur d'environ 9  $\mu$  — ils sont donc presque 2 fois plus épais que les autres cils petits. A partir du second rétrécissement de la *v. C* une disposition de cils qui ne diffère pas en principe des espèces décrites précédemment peut être observée. Des cônes apparaissent de même disposés sur 2 rangs, le supérieur et l'inférieur dans la partie marginale de la nervure, alternant avec les cils petits (100  $\mu$  de longueur environ). La longueur des cônes est de 67  $\mu$  avec 13,5—16  $\mu$  d'épaisseur à la base. Une disposition pareille d'organes cuticulaires se maintient jusqu'à la moitié de secteur de la *v. C*, contenu entre  $R_{2+3}$  et  $R_{4+5}$ , mais la longueur des cils et des cônes diminue graduellement (les cônes jusqu'à 32  $\mu$  de longueur et 7  $\mu$  d'épaisseur à la base). Les cônes disparaissent ensuite et il ne reste que des cils plus faiblement cuticularisés qui s'étendent en deux rangs et, au sommet même de l'aile, en un rang seulement. Les cils disparaissent aussi près de la *v. M\_1*, de sorte que le bord postérieur de l'aile est couvert de cils très minces, abondamment représentés sur la surface entière de l'aile. Ce ne sont cependant pas des organes sensoriels, car ils ne démontrent pas de connexion avec le système nerveux périphérique. En outre, sur la surface inférieure de la *v. C*, au-delà du second rétrécissement, se trouvent d'abord deux rangs et, à partir de la jonction de

Fig. 30. *Calliphora vicina* ROB.-DESV. Répartition des nerfs dans l'aile





la *v. Sc* avec cette nervure, un rang de cils plus petits (longs de  $90\ \mu$  environ) et un peu plus fins que les cils marginaux. Ils sont situés régulièrement, avec des intervalles plus grand que ceux des cils marginaux. Ce rang finit à la jonction de la *v. R<sub>1</sub>* avec la *v. C*. Les cônes de cette espèce sont innervés, ce qui constitue une exception chez les Diptères en question.

Les soies sensorielles apparaissent aussi au-delà du second rétrécissement de la *v. C*. Elles sont situées sur la surface supérieure et inférieure de la nervure en question au nombre de 18—19 soies. Leur longueur est contenue entre les limites de  $46\text{—}54\ \mu$ .

Les cils sensoriels apparaissent en outre sur la *v. R*, sur la surface inférieure et supérieure de l'élargissement mentionné plus haut (Fig. 30 et 31). Sur chaque côté il y a environ 6 cils sensoriels, leurs extrémités libres dirigées distalement et vers le bord postérieur de l'aile. Les cils sensoriels de la surface supérieure sont plus sclérifiés et leurs dimensions ont une amplitude plus grande ( $73\ \mu$  de longueur avec  $4,5\ \mu$  d'épaisseur jusqu'à  $173\ \mu$  de longueur et  $8\ \mu$  d'épaisseur) tandis qu'ils sont plus délicats sur la surface inférieure, ayant de  $80\ \mu$  à  $146\ \mu$  de longueur et de  $4,5\ \mu$  à  $5,5\ \mu$  d'épaisseur.

Les cils sensoriels grands et petits apparaissent encore sur la tégula alaire. Il se trouve en outre, sur cette tégula des cils au nombre de 4—6, encore plus petits que les cils petits décrits précédemment, et qui sont disposés sur un rang sur le bord alaire de la tégula. Leur disposition est entièrement semblable à leur topographie sur la tégula d'autres espèces. Leur grandeur est entre les limites de  $27\text{—}40\ \mu$  de longueur. Ils ne sont pas innervés. Du reste, dans cette espèce, comme dans *Pegomyia* et *Chortophila*, la tégula n'a pas été colorée, à l'exception d'un petit nombre de cupules situées à la base de cette tégula.

Les cupules chez *Calliphora vicina* ROB.-DESV. apparaissent séparément ou en groupes. La disposition des cupules séparées ne se distingue pas en général de celle des espèces décrites plus haut. La *v. Sc* possède, à la base de la nervure transverse, sur sa surface supérieure, une grande cupule avec un axe de  $13,5\ \mu$  et, sur la surface inférieure, une cupule plus petite, avec un axe de  $7\ \mu$ . 2 cupules avec un axe de  $8\ \mu$  sont situées terminalement sur la *v. R<sub>1</sub>*, et sur le bord postérieur de la *v. R*, avant sa ramification qui donne les nervures *R<sub>1</sub>* et *R<sub>2+5</sub>* se trouve la plus grande des cupules, avec un axe de  $13\ \mu$  à  $16\ \mu$ . Les 3 cupules suivantes sont disposées sur la *v. R<sub>4+5</sub>* et une cupule se trouve sur la nervure transverse *r-m*. Les axes de ces 4 cupules sont de  $10\text{—}11\ \mu$  (Fig. 30).

Les groupes de cupules sont situés à la base de l'aile, sur la surface inférieure de la *v. Sc* et sur la surface supérieure de la *v. R* (Fig. 31). Il existe 3 groupes sous-costaux et 4 groupes radiaux. Le groupe I *Sc* est situé le plus basalement. Il se compose de 10 cupules disposées sur 2 rangs réguliers, avec une position oblique par rapport à l'axe long de l'aile. Le groupe II *Sc*, composé de 7 cupules, se trouve exactement à la même place que dans le groupe homologue des espèces précédentes des Diptères. La disposition du groupe III *Sc* est parallèle, mais il se compose d'environ 16 cupules s'étendant sur 2 rangs. Les intervalles entre les cupules ne sont pas réguliers.

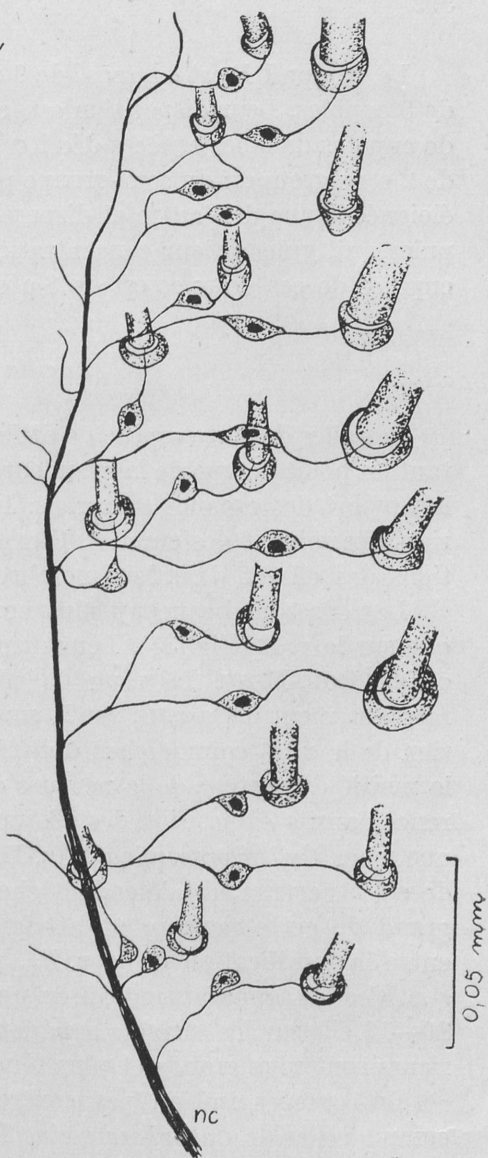
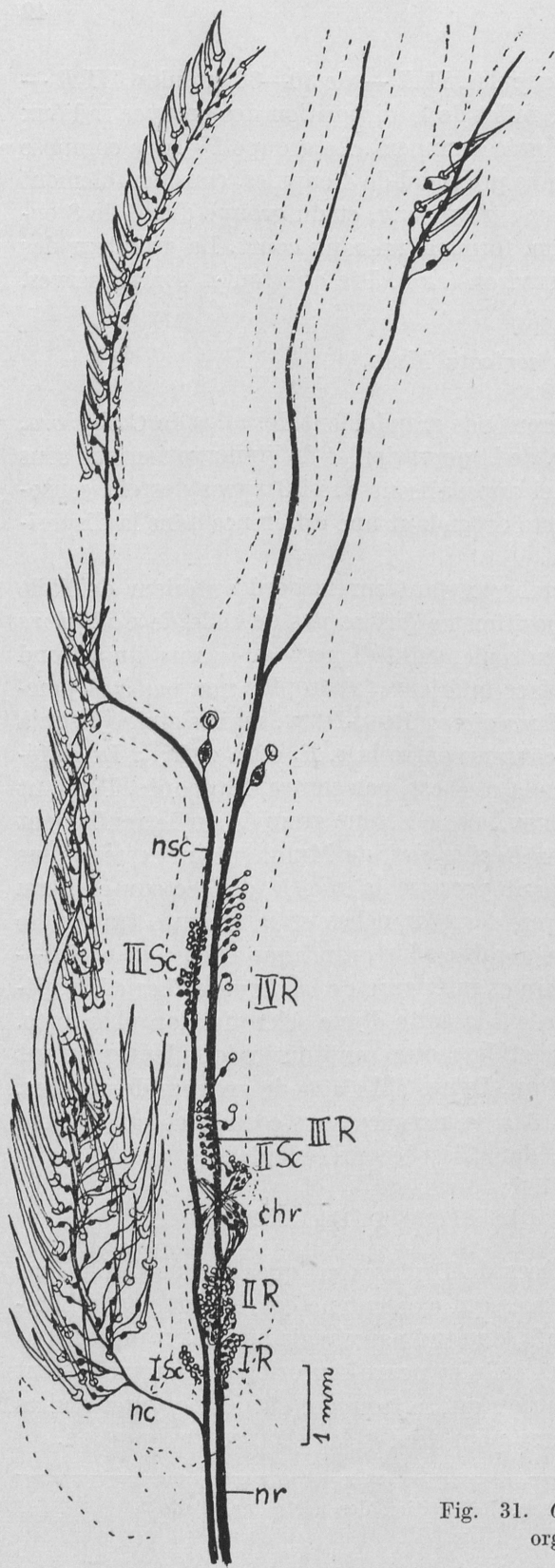


Fig. 32. *C. vicina* ROB.-DESV. Les organes sensoriels de la base de la nervure costale et leur innervation

Fig. 31. *C. vicina* ROB.-DESV. L'innervation et les organes sensoriels à la base de l'aile



Le groupe I *R* est composé de 9 cupules, II *R* — de 30—33 cupules, III *R* — de 8 cupules. Leur disposition est le reflet de la disposition des groupes radiaux de cupules dans les espèces décrites précédemment. Le groupe IV *R* se compose de 2 sous-groupes: du sous-groupe plus proximal de 4 cupules, considérablement éloignées l'une de l'autre et disposées sur un rang, et du groupe distal de 8 cupules qui, grâce à leur concentration, forment un rang court. La grandeur des cupules de ces groupes est de 8  $\mu$  environ (axe). Presque toutes sont innervées.

### *Lucilia sericata* MEIG.

Les ailes de cette espèce de diffèrent pas grandement des ailes de *Calliphora*, tant au point de vue de la grandeur, de la nervation et de l'innervation que sous le rapport des organes sensoriels. Ici apparaissent aussi 3 types des cils sensoriels, des soies et des cupules. Il existe cependant une différence dans la dispositions des cils et dans leur nombre.

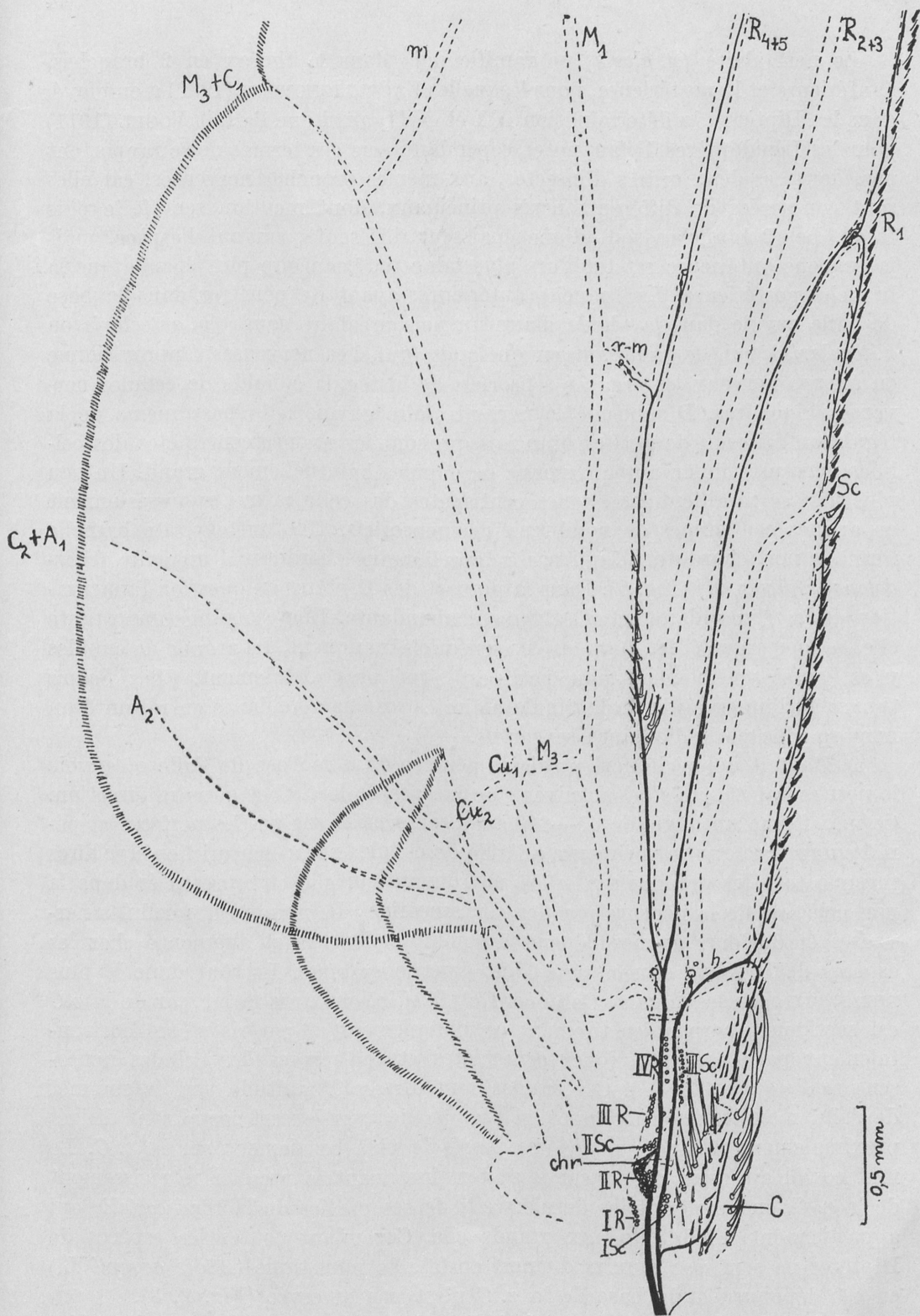
Les cils sont beaucoup plus nombreux tant sur le bord antérieur de l'aile que sur la *v. R* (Fig. 33). Leur disposition ne diffère pas de celle de *Calliphora vicina* ROB.-DESV. Le rang de cils seulement, disposé au-dessus du second rétrécissement de la *v. C*, sur la surface inférieure, s'atrophie non pas à la jonction de la *v. R*<sub>1</sub> comme chez *Calliphora vicina* ROB.-DESV. mais s'étend jusqu'à la moitié du secteur de la nervure contenu entre la *v. R*<sub>1</sub> et la *v. R*<sub>2+3</sub>. La différence dans la disposition des cils sur la *v. R* est, par contre, frappante. Pendant que, chez *Calliphora vicina* ROB.-DESV., ces cils sont groupés sur le renflement de cette nervure, ils s'étendent chez *Lucilia sericata* MEIG. sur un secteur plus grand de cette nervure en atteignant presque la moitié du secteur contenu entre la ramification de la *v. R*<sub>2+5</sub> en deux branches et la nervure transverse *r-m*. Ces cils apparaissent ici en un nombre plus grand que chez *Calliphora* — 10—12 cils sur les surfaces supérieure et inférieure de la nervure. Les cils supérieurs sont plus grands et plus foncés à la suite d'une sclérotisation plus forte.

Les cupules isolées, par contre et les soies sont disposées identiquement comme celles de *Calliphora vicina* ROB.-DESV. S'il s'agit de groupes de cupules, elles appartiennent au nombre de 3 à la nervure sous-costale et au nombre de 4 à la nervure radiale, comme dans l'espèce précédente.

### LA RÉPARTITION DES NERFS DANS L'AILE

L'innervation des ailes des espèces de Diptères en question ne diffère pas grandement en général. Les différences qui existent ne concernent pas, d'habitude, le nombre et les cours des nerfs longitudinaux mais bien les ramifications plus petites qui, par l'entremise des cellules neuro-sensorielles approvisionnent en axones nerveux les organes sensoriels qui se trouvent sur les nervures alaires des nerfs dans les ailes des Diptères pour toutes les espèces en question.

Fig. 33. *Lucilia sericata* MEIG. Répartition des nerfs dans l'aile



Le nerf alaire (*n. alaris*) se ramifie déjà dans le thorax en 2 branches, l'antérieure et la postérieure, pour lesquelles ZACWILICHOWSKI (1930) a employé, dans les Diptères, la détermination *N I* et *N II*, ainsi que l'a fait VOGEL (1911) pour les Lépidoptères. Il faut noter, cependant, que ces termes ne se rapportent pas, dans ces deux ordres d'insectes, aux mêmes branches nerveuses, car elles sont composées de différents nerfs principaux, dont mention sera faite plus tarde. Les 2 branches sont d'une épaisseur différente, suivant l'espèce, mais la branche antérieure est toujours plus mince et beaucoup plus épaisse que la branche postérieure. La branche antérieure, avant de pénétrer dans la base de l'aile envoie dans la tégula alaire un nerf préalaire court (*n. antealaris* ou *n. tegularis*) qui, se ramifiant en quelques branches nerveuses, approvisionne en axones nerveux les organes sensoriels de la tégula à l'aide de cellules nerveuses bipolaires. D'habitude le nerf préalaire envoie à la base même de la tégula un faisceau de petites branches qui sont les axones centripètes des cellules nerveuses innervant un groupe de cupules habituellement grand. Un peu plus loin se ramifient les axones centripètes des cellules qui approvisionnent en axones centrifuges de nombreux cils sensoriels. Une autre petite branche forme le nerf chordotonal, qui passe dans l'organe chordotonal préalaire (*chordotonalis prealaris*) (Fig. 6). Dans la plupart des Diptères en question l'innervation de la tégula alaire est relativement abondante. Elle est moins importante chez le moustique (Fig. 4) où les cils sensoriels manquent. Le groupe de cupules y est aussi sensiblement plus petit est situé plus distalement. Chez *Sciara thomae* L. l'innervation de la tégula alaire est moins abondante en raison d'un nombre plus petit d'organes sensoriels.

*N I* ayant donné le nerf préalaire pénètre dans la base de l'aile et envoie le nerf costal (*n. costalis*) au niveau de la base de la *v. C* et dans sa direction. Ce nerf forme un angle de 45—80° avec son nerf d'origine. Le nerf costal pénètre dans sa nervure et innerve à l'aide de cellules neuro-sensorielles bipolaires presque tous les organes sensoriels se trouvant sur elle et représentés dans la partie basale de la nervure par des cils sensoriels. Le nombre des cellules nerveuses et de leurs axones dépend du nombre des cils et augmente chez les espèces de Diptères situées plus haut dans le système. Ils sont donc le plus nombreux chez les *Musca*, *Calliphora* et *Lucilia*, où toute la largeur de la *v. C* est sectionnée perpendiculairement ou obliquement et parfois même horizontalement par de longs axones centripètes et centrifuges des cellules neuro-sensorielles (Fig. 28, 31). Ces axones sont dirigés d'habitude vers le sommet de l'aile, mais les axones donnés en premier lieu par le nerf costal sont dirigés proximale-ment et innervent les cils placés le plus basalement sur la *v. C*. Le nerf costal est assez court, car il se termine avant le premier rétrécissement de la *v. C*, en innervant les derniers cils de ces parties de la *vena costalis* qui appartiennent d'habitude aux grands cils. Cependant toutes les espèces de Diptères ne sont pas munies du nerf costal. Le moustique (*Aedes aegypti* L.) en est dépourvu et la base de la *v. C* n'est pas innervée (Fig. 2, 3).

Après avoir émis le nerf costal, *N I* se dirige dans la *v. Sc* (*v. subcostalis*)



comme le nerf sous-costal (*n. subcostalis*) et se ramifie en 2 branches au niveau de la nervure transverse *h* (*v. adcostalis*, d'après ZACWILICHOWSKI). L'une d'elles, en tournant dans la direction du bord antérieur de l'aile passe par la nervure transverse mentionnée plus haut et pénètre dans la *v. C* — l'autre court tout droit dans la *v. Sc* jusqu'à l'endroit de sa jonction avec le bord antérieur de l'aile (*Aëdes*) (Fig. 3) ou disparaît avec la *v. Sc* qui a atrophié (*Sciara*) (Fig. 1). La branche antérieure du nerf sous-costal, en pénétrant dans la *v. C*, se ramifie en donnant une petite branche — *nervus recurrens nervi subcostalis* qui se dirige vers la base de l'aile, et une branche qui court le long de la *v. C* vers le sommet de l'aile. Cette branche porte le nom de premier nerf sous-costal (*n. subcostalis*<sub>1</sub>), tandis que la branche qui se trouve dans *v. Sc* porte le nom de second nerf sous-costal (*n. subcostalis*<sub>2</sub>). *N. recurrens n. subcostalis* atteint le premier rétrécissement de la *v. C* en innervant les cils qui se trouvent dans cette section de la nervure, et *n. subcostalis*<sub>1</sub>, approvisionne en terminaisons nerveuses, à l'aide de cellules neuro-sensorielles séparées, les nombreux cils sensoriels du bord antérieur de l'aile et à l'aide de groupes composés de 3—5 cellules (le plus fréquemment de 4) les soies sensorielles. Dans *Sciara* et *Aëdes* le parcours de ce nerf est long et se termine parfois dans le voisinage de la jonction de la *v. MA*<sub>1a2</sub> et la *v. C* (*Sciara*) ou bien sur le sommet même de l'aile, près de la jonction de la *v. R*<sub>4</sub> avec la *v. C* (Fig. 1, 3). Dans toutes les autres espèces de Diptères qui ont été étudiées le nerf sous-costal se termine plus tôt, immédiatement avant la jonction de la *v. Sc* avec la *v. C* (Fig. 12, 16, 21, 24, 26, 30, 33) innervant en route les cils, les soies et parfois même les cônes (*Calliphora*). Cette manière d'innervation qui consiste en l'existence du premier et second nerf sous-costal, n'a pas lieu dans toutes les espèces de Diptères, et parmi celles que j'ai étudiées chez *Sciara* et *Aëdes* seulement, donc dans les espèces plus primitives. Chez les autres, le nerf *subcostalis*<sub>2</sub> manque, bien que cette nervure est très bien développée (à l'exception de *Drosophila melanogaster* MEIG. chez qui la *v. Sc* s'atrophie comme dans *Sciara thomae* L.). Il n'y a que le *n. subcostalis*<sub>1</sub> qui apparaît. Cependant, on aperçoit parfois chez certaines espèces, dans la *v. Sc* bien développée, un nerf délicat qui disparaît après un parcours court et sinuex (*Chortophila*) (Fig. 23) et qui est le restant du nerf bien développé dans les Diptères inférieurs.

*N. subcostalis* innerve de très nombreux organes sensoriels. Peu après avoir pénétré dans la base de la *v. Sc*, ce nerf, chez *Sciara thomae* L., donne un faisceau de petites branches nerveuses qui forment les organes centripètes de 4—5 cellules nerveuses, dont les axones centrifuges se dirigent vers le I groupe sous-costal de cupules (Fig. 2). Chez *Aëdes aegypti* L., où le premier groupe de cupules est plus disséminé, le nerf sous-costal émet successivement 3 courtes branches qui passent dans les cellules nerveuses qui desservent les 3 cupules de ce groupe (Fig. 4). Dans toutes les autres espèces de Diptères que j'ai étudiées le nerf sous-costal, après sa séparation avec le nerf costal, détache 6—10 petites branches, plus courtes ou plus longues, rassemblées d'habitude en un faisceau et qui se dirigent distalement vers le premier groupe sous-costal de

cupules (Fig. 13, 18, 22). Ces petites branches forment un angle aigu avec leur nerf d'origine en terminaisons nerveuses. Ensuite, le nerf en question approvisionne dans son parcours les 2 groupes suivants de cupules sous-costales, mais vu leur disposition différente dans diverses espèces leur ramification est dissemblable. Chez *Sciara thomae* L., *n. subcostalis* donne successivement d'abord 6 courts axones nerveux dont les cellules innervent le second groupe de cupules et puis, en se rapprochant de la nervure transverse *h* — deux axones nerveux dans la direction des 2 premières cupules du troisième groupe *Sc*. Les 3 cupules suivantes de ce groupe sont innervées par des cellules nerveuses dont les axones centripètes tirent leur origine du nerf *subcostalis*<sub>2</sub>. Le nerf sous-costal donne, avant sa ramification en deux branches, un long axone centripète appartenant à une grande cellule neuro-sensorielle qui approvisionne en fibres centrifuges une grande cupule isolée située sur la surface supérieure de la nervure sous-costale (Fig. 2). Chez *Aedes aegypti* L., par contre, le nerf sous-costal, après avoir donné des petites branches nerveuses appartenant au I groupe de cupules *Sc*, court en une ligne légèrement ondulante sans produire des ramifications (Fig. 4). Ce n'est que les branches de ce nerf, comme 1) *n. recurrens nervi subcostalis*<sub>1</sub>, qui donne des branches, courtes pour la plupart constituant des axones centripètes des cellules neuro-sensorielles qui innervent des cils relativement peu nombreux et les soies de la *v. C* au-dessous de la nervure transverse *h* — et 2) *n. subcostalis*<sub>2</sub> qui envoie, à intervalles assez réguliers, 6 petites branches qui desservent à l'aide de leurs cellules neuro-sensorielles les cupules isolées de la *v. Sc*. Dans le reste de son parcours le *n. subcostalis*<sub>2</sub> ne donne aucunes ramifications.

Dans toutes les autres espèces le nerf sous-costal innerve, outre le premier groupe de cupules déjà décrit, les 2 groupes sous-costaux suivants et 1 ou 2 cupules isolées. Ce nerf, en passant par la première chambre de la *v. Sc* et ayant donné de petites branches nerveuses au groupe I *Sc*, commence à détacher, à la hauteur de la moitié de la première chambre, des fibres nerveuses séparées, assez longues, très rapprochées (soit disposées en faisceaux). Ces fibres passent dans des cellules, d'habitude oblongues qui, à l'aide de leurs axones centrifuges, innervent le second groupe de cupules situé dans l'angle postérieur du sommet de la première chambre sous-costale. Chez certaines espèces, un faisceau plus grand de fibres soit quelques faisceaux plus petits se détachent et se divisent ensuite en axones centripètes dont le nombre est d'habitude égal à celui des cupules formant le second groupe. Le nerf sous-costal en passant par la seconde chambre de la *v. Sc* donne successivement dans la direction du bord antérieur de l'aile, et parfois en outre vers l'arrière et le sommet, des fibres nerveuses nombreuses et considérablement plus courtes, qui constituent aussi des axones centripètes des cellules nerveuses qui approvisionnent en terminaisons nerveuses toutes les cupules du troisième groupe. En ce cas chaque axone centripète de la cellule nerveuse part séparément du nerf sous-costal et leur nombre dépend du nombre de cupules. Ainsi, chez *Drosophila melanogaster* MEIG., 5 fibres se détachent du nerf (Fig. 6), chez *Musca domestica* L. —

15 (Fig. 27), chez *Calliphora vicina* ROB.-DESV. et *Licilia sericata* MEIG. — 16 (Fig. 31). Après avoir donné cette dernière petite branche, le nefr sous-costal s'arque insensiblement vers l'arrière de l'aile, tourne ensuite légèrement dans la direction du bord antérieur et, avant de pénétrer dans la nervure *h* détache encore une petite branche, la plus longue et la plus épaisse de toutes les fibres qui, à l'aide de l'axone centrifuge de sa cellule neuro-sensorielle, atteint la grande cupule (qui est aussi la plus grande) située sur la surface supérieure de la *v. Sc* à la hauteur de la nervure transverse *h*). Dans certaines espèces de Diptères ce nerf donne dans ces parages encore un exone, plus court et plus mince que les précédents et qui se dirige vers la cupule isolée plus petite, située presque à la même hauteur que la cupule précédente, mais du côté opposé, c'est à dire inférieur, de la *v. Sc*. Dans son parcours ultérieur le nerf sous-costal et *n. recurrens* qui se détache de lui approvisionnent en terminaisons nerveuses les nombreux petits poils, les soies sensorielles moins nombreuses et parfois même les cupules situées sur le bord antérieur de l'aile. En général, le *n. recurrens nervi subcostalis* se termine immédiatement après le premier rétrécissement de la *v. C* et le *nervus subcostalis* s'atrophie avant la jonction de la *v. Sc* avec la *v. C* (Fig. 12, 16, 21). Ce n'est que chez *Drosophila melanogaster* MEIG. (Fig. 5) que ce nerf se termine à 1/4 de la longueur de l'aile, avant la jonction de la *v. R<sub>1</sub>* ayant émis des fibres nerveuses aux soies sensorielles.

Le nerf postérieur — *N II* — après s'être détaché du *N I* court dans la direction de la base de l'aile, d'habitude parallèlement à ce dernier (à l'exception de *Aedes aegypti* L. où *N II* est considérablement plus long, et se croise avec *N I* — Fig. 4) et pénètre dans la *v. R* sans aucune ramification. Ce n'est qu'en passant par la *v. R* qu'il donne de nombreux axones nerveux. Directement après sa pénétration, *N I* détache un grand nombre de fibrilles que constituent les axones centripètes des cellules qui approvisionnent en fibres centrifuges les groupes I et II de cupules radiales. Tous les axones sont dirigés obliquement vers le sommet de l'aile. Parmi les axones nerveux qui approvisionnent le II groupe radial, un nerf chordotonal court et épais se détache de son nerf d'origine. Il se ramifie plus loin en un faisceau d'axones centripètes des cellules neuro-chordotonales (Fig. 13, 17, 23, 25). *Drosophila melanogaster* MEIG. présente sous ce rapport d'autres conditions, car son nerf chordotonal se détache du *N II* immédiatement après avoir donné des axones appartenant au groupe I R (Fig. 7).

*N II* après avoir émis le nerf chordotonal constitue un nerf indépendant, le nerf radial (*n. radialis*) qui, suivant la *v. R* donne successivement de courts axones dans la direction du bord antérieur de l'aile, qui innervent le groupe III R au moyen des cellules neuro-sensorielles. Dans son parcours ultérieur ce nerf envoie vers l'arrière de l'aile ou distalement d'autres axones qui desservent le groupe IV R et le IV<sup>e</sup> et V<sup>e</sup> groupe de cupules radiales (Fig. 13, 19, 23, 27). Chez *Aedes aegypti* L., tous les axones nerveux se dirigent antérieurement et distalement et courent presque parallèlement. Ils se détachent du nerf radial d'abord à intervalles réguliers assez petits et desservent à l'aide de cellules



neuro-sensorielles bipolaires le sous-groupe plus rapproché du III<sup>e</sup> groupe de cupules radiales. Cependant ces axones se détachent ensuite de leur nerf d'origine très près l'un de l'autre et paraissent former parfois un faisceau d'axones qui, s'étendant en forme d'un étroit éventail, innervent à l'aide de leurs cellules le sous-groupe suivant du III<sup>e</sup> groupe de cupules (Fig. 4). Dans *Aëdes aegypti* L. une autre différence se manifeste, consistant en la présence de deux organes chordotonaux associés au nerf radial — 2 nerfs chordotonaux existent donc ici. Le nerf chordotonal<sub>1</sub> part du nerf radial à une hauteur égale à la position des cupules centrales du groupe second *R*. Ce nerf est long, relativement mince, et il se dirige en une ligne légèrement ondulante dans la direction du bord postérieur de la *v. R*. Au-delà de cette nervure, il se ramifie en — 45 axones nerveux qui constituent les axones centripètes des cellules neuro-chordotonaux appartenant au petit organe chordotonal. Le nerf chordotonal<sub>2</sub> se sépare aussi de son nerf d'origine dans le domaine des axones nerveux qui desservent le second groupe de cupules radiales, un peu plus distalement cependant que le nerf chordotonal<sub>1</sub>. Ce nerf est court et épais et il faut le considérer comme l'homologue de l'unique nerf chordotonal (alaire) des autres Diptères et du nerf chordotonal radial des autres groupes d'insectes. Il se peut que l'on devrait faire une homologie entre le nerf chordotonal<sub>1</sub> et le nerf chordotonal qui, dans d'autres groupes d'insectes, part du nerf cubital (*n. cubitalis*) et qui n'existe pas chez les Diptères. Voilà pourquoi, lorsqu'un organe avec une position analogue à celle de l'organe chordotonal cubital dans d'autres groupes d'insectes a été conservé, son nerf s'est séparé du nerf radial comme étant le plus rapproché. La présence de l'organe chordotonal<sub>2</sub> et de son nerf devrait être considérée comme un reliquat, qui a entièrement disparu chez les Diptères supérieurs.

Chez *Sciara thomae* L., le nerf radial, après le détachement du nerf chordotonal donne des fibrilles nerveuses qui desservent, avec leurs cellules neuro-sensorielles, les cupules du III<sup>e</sup> groupe radial et les petits poils qui couvrent la *v. R* (Fig. 2).

Le nerf radial, après l'innervation des groupes de cupules radiales quitte la seconde chambre radiale et, continuant son parcours dans la *v. R*, ramifie obliquement une longue fibre nerveuse dirigée postérieurement, qui est l'axone centripète de la grande cellule. Cette cellule approvisionne, à l'aide de son long axone centrifuge une grande cupule isolée située sur le bord postérieur de la nervure *R*. Puis, à une petite distance, ce nerf se partage chez les genres: *Drosophila*, *Pegomyia*, *Chortophila*, *Fannia*, *Musca*, *Calliphora* et *Lucilia*, en 2 branches: la branche antérieure, plus mince et la branche postérieure, plus épaisse (Fig. 5, 13, 16, 21, 26, 30 et 33). La branche antérieure, portant le nom de nerf radial antérieur (*n. radialis anterior*), pénètre dans la *v. R*<sub>1</sub> et la suit jusqu'à sa jonction avec la *v. C*. En cet endroit ce nerf donne une petite branche — *n. recurrens nervi radialis* — dans la direction de la base de l'aile, qui court dans la *v. C* jusqu'à la jonction de la *v. Sc*, c'est à dire jusqu'au second rétrécissement (soit jusqu'à une interruption) de la *v. C*, et qui innerve les organes sensoriels de ce secteur de la *v. C* à l'aide d'axone proximale de son rameau.

Il faut souligner que *Drosophila melanogaster* MEIG. (Fig. 5) n'a pas de *n. recurrens nervi radialis*. Le nerf radial, qui demeure après avoir donné cette branche, se dirige dans les bornes de la *v. C* vers le sommet de l'aile et se termine peu après la jonction de la *v. R<sub>2+3</sub>* avec le bord antérieur de l'aile. Chez *Drosophila melanogaster* MEIG., seulement le nerf radial antérieur atteint le sommet de l'aile et se termine près de la jonction de la *v. R<sub>4+5</sub>*.

La branche postérieure du nerf radial (*n. radialis posterior*) après s'être séparée de la branche antérieure, se dirige en une ligne plus ou moins arquée postérieurement vers la *v. R<sub>2+5</sub>*, et après sa ramification en la *v. R<sub>2+3</sub>* et la *v. R<sub>4+5</sub>*, pénètre dans la *v. R<sub>4+5</sub>*. Le nerf en question suit sa nervure sur un secteur assez long, mais n'atteint pas le sommet de l'aile et se termine un peu plus tôt par un axone centrifuge de la cellule neuro-sensorielle qui innerve la dernière cupule de la nervure. Le *n. radialis anterior* et le *n. radialis posterior* envoient tous deux des cellules neuro-sensorielles peu nombreuses, avec des axones centripètes et centrifuges relativement longs, aux cupules sensorielles disséminées séparément sur les nervures *R<sub>1</sub>* et *R<sub>4+5</sub>*. Ainsi le *n. radialis anterior*, avant de pénétrer dans la *v. C*, donne 2 cellules aux 2 cupules terminales, tandis que le *n. radialis posterior* donne 4—5 cellules. La cellule qui innerve la cupule de la nervure transverse *r-m* a, en général, les axones les plus longs. Chez *Calliphora* et *Lucilia*, le nerf radial postérieur approvisionne aussi en cellules nerveuses les cils sur les 2 surfaces opposées de la nervure élargie *R<sub>4+5</sub>* (*Calliphora*) (Fig. 30) soit disposés plus en rang, de sorte qu'ils atteignent la moitié de la distance entre la base de la nervure et la nervure transverse *r-m* (*Lucilia*) (Fig. 33). Par rapport à la disposition des cils, les axones qui se détachent de leur nerf sont plus groupés chez le *Calliphora*, tandis que chez *Lucilia* ils sont espacés à intervalles réguliers. Tous les axones sont assez longs.

Chez *Sciara thomae* L. et *Aedes aegypti* L., le cours du nerf radial est différent. Chez *Sciara thomae* L., ce nerf, après avoir donné les dernières cellules qui innervent le III<sup>e</sup> groupe de cupules, se courbe légèrement en arrière, puis vers le sommet de l'aile, avec sa nervure correspondante, ayant une tendance vers le bord antérieur de l'aile (Fig. 1). A la hauteur de la nervure transverse *r-m*, le nerf radial se partage en 2 branches: *n. radialis anterior* et *n. radialis posterior*. Le premier de ces nerfs continue son cours dans la *v. R<sub>1</sub>* sans atteindre toutefois le bord antérieur de l'aile, tandis que le second, en passant par la nervure transverse, pénètre dans la *v. MA<sub>1a</sub>* et, en tournant vers le sommet de l'aile, la suit jusqu'à la fin. Dans son parcours, le nerf radial, de même que ses 2 branches, donne de nombreuses cellules bipolaires qui innervent à l'aide de leurs axones centrifuges les cils et les cupules isolées. Les deux branches sont terminées par l'innervation des derniers organes sensoriels situés sur les nervures correspondantes. Tous les axones centripètes quittent leurs nerfs en formant un angle aigu dans la direction du bord antérieur ou vers le sommet de l'aile, à l'exception de 2 axones qui, se détachant du *n. radialis posterior* à l'endroit où la nervure transverse passe dans la nervure *MA<sub>1a</sub>*, se dirigent postérieurement et innervent 2 cupules.

Chez *Aedes aegypti* L., le nerf radial, après avoir donné un groupe de cellules appartenant au groupe de cupules IV  $R$ , continue son cours dans la  $v. R$  et se partage ensuite en 2 branches (conformément à la division de sa nervure), la branche antérieure et la branche postérieure (Fig. 3). La branche antérieure est plus longue et suit la  $v. R_1$  jusqu'à sa jonction avec la  $v. C$ , tandis que la branche postérieure est beaucoup plus courte et termine son cours avant la nervure transverse  $r-m$ . Sous le rapport de la longueur de ces deux nerfs, *Aedes aegypti* L. présente une relation inverse que *Sciara thomae* L. Le nerf radial émet sur son parcours des cellules nerveuses très peu nombreuses qui approvisionnent un petit nombre de cils de la  $v. R$ . Le nerf radial postérieur détache seulement 3 cellules qui innervent 3 cupules de la nervure  $R_{2+5}$ .

#### LES CELLULES NEURO-SENSORIELLES

On peut distinguer chez les Diptères trois types de cellules neuro-sensorielles: 1) celles qui innervent les poils et les soies; 2) qui innervent les cupules et 3) les cellules neuro-chordotonaux. Les cellules du premier type se trouvent en grand nombre sur la  $v. C$  et en petit nombre sur la  $v. R$ . Ce sont des cellules bipolaires d'une forme assez différenciée. Elles peuvent être rondes, ovales, oblongues, souvent irrégulières. Elles ressemblent parfois à un fuseau long mais irrégulier. Les cellules se prolongent à l'aide de deux axones, un axone centripète et un axone centrifuge situés sur deux pôles opposés, mais qui parfois sont déplacés vers un côté de la cellule et soulignent son asymétrie. Les axones sont à leur base beaucoup plus épais que dans leurs parties distales. Les cellules contiennent un nucléus oval, qui se colore avec du bleu de méthylène, plus intensivement que le protoplasma de la cellule, et prend une teinte bleu foncé (Fig. 31). Parfois le nucléus ne se colore pas (Fig. 28). Les cellules (sans les axones) sont de différentes dimensions. Quelques dimensions suivantes de cellules sphériques et de cellules oblongues peuvent servir d'exemple.

Chez *Musca domestica* L.

Cellules sphériques:  $5,5 \times 4 \mu$ ,  $6,3 \times 4 \mu$ ,  $6,7 \times 5,5 \mu$ ,  $8 \times 5,5 \mu$ ,  $8 \times 7 \mu$ .

Cellules oblongues:  $10,8 \times 5,5 \mu$ ,  $8,1 \times 1,5 \mu$ .

Chez *Calliphora vicina* ROB.-DESV.

Cellules sphériques:  $8,1 \times 5,4 \mu$ ,  $5,4 \times 4 \mu$ .

Cellules oblongues:  $8,1 \times 4 \mu$ ,  $13,5 \times 4 \mu$ ,  $10,8 \times 4 \mu$ ,  $10,8 \times 1,3 \mu$  (la cellule la plus longue).

Les axones des cellules sont plus longs ou plus courts, mais en général la longueur des plus courts ne dépasse pas celle du grand axe de la cellule, et celle des plus longs — la triple valeur de l'axe long de la cellule. Les axones les plus longs sont ceux des cellules qui innervent les petits poils de la partie basale de la  $v. C$ . Les axones centripètes quittent le nerf d'origine dans une direction distal et forment avec ce nerf un angle aigu. Les cellules du *n. recurrens*, seulement, ont des axones centripètes dirigés basalement, de même que les premiers



axones du *n. costalis*, dont les cellules innervent les cils, situés le plus basalement, du bord antérieur de l'aile (Fig. 28). Leurs axones centrifuges sont cependant dirigés distalement, puisque la cellule ou ses prolongations se sont arquées. Certains axones centripètes se détachent de leur nerf d'origine de manière à former avec lui un angle presque droit. Ceci se rapporte aux axones des cellules neuro-sensorielles qui munissent de leurs axones centrifuges les cils disposés sur la surface extérieure de la *v. C*, et par la même considérablement éloignés du nerf costal. Ces axones, ainsi que leurs corps cellulaires, sont les plus longs.

Les cellules qui innervent les cônes ne diffèrent en rien des cellules des cils. Ce sont des cellules ovales qui se terminent dans leurs pôles, par des axones nerveux courts et fins. De même les cellules qui innervent les soies sensorielles ne sont que légèrement différentes. Tandis que les cellules dont il était question apparaissaient séparément, les cellules des soies forment des groupes de 3—5 cellules. Ces cellules sont aussi sphériques ou ovales, rarement oblongues, mais un peu plus petites que les cellules séparées des cils. Ils se détachent le plus souvent de leur nerf d'origine en une branche nerveuse commune, qui bientôt se partage en un nombre correspondant d'axones centripètes. Les axones centrifuges convergent vers l'embase de la soie et, après s'être unis, pénètrent dans la base de la soie sous forme d'un seul axone. La neurilemme environne d'habitude le groupe de cupules (Fig. 19).

Les cellules qui innervent les cupules sont aussi de forme différente et souvent irrégulière. Elles sont d'habitude plus grandes que les cellules nerveuses des poils et leurs noyaux se colorent intensivement en une teinte bleue. Le protoplasme du corps cellulaire se prolonge par degrés en formant des axones terminaux, par suite de quoi il est parfois difficile de définir les dimensions de la cellule sans les axones. Cette difficulté apparaît, par exemple, dans les cellules qui innervent le premier groupe sous-costal de la *Musca domestica* L., dans lesquelles le corps cellulaire se prolonge par un axone très épais. Le noyau de la cellule mesure  $16 \times 4 \mu$  (Fig. 29). Les axones des cellules qui approvisionnent les cupules sont donc d'ordinaire courts et épais. Aux cellules les plus longues appartiennent celles qui innervent le premier et second groupe sous-costal de cupules (Fig. 27). Ces cellules sont toujours oblongues. Les cellules d'autres groupes de cupules sont plus ovales, arrondies, mais souvent arquées, surtout lorsque le nerf principal passe près du groupe de cupules que desservent ces cellules. Parmi les plus grandes cellules sont celles qui desservent par leurs axones deux cupules isolées: la cupule de la *v. Sc*, située à la base de la nervure transverse *h* et la cupule de la *v. R* qui se trouve dans son bord postérieur, avant sa ramification en les nervures  $R_1$  et  $R_{2+5}$  (Fig. 27). Chez *Hylemyia antiqua* MEIG., la cellule de cette première cupule mesure  $25 \times 16 \mu$  et son noyau —  $12 \times 8 \mu$  (Fig. 15). Les ailes plus grandes ont d'ordinaire des cellules plus grandes, celles des ailes plus petites sont moindres. *Drosophila melanogaster* MEIG., par exemple, a des cupules situées dans des groupes aux dimensions de  $5,5 \times 4 \mu$ , et les cupules de la nervure séparée *Sc* sont de  $10,8 \times 5,4 \mu$ . *Hylemyia antiqua* MEIG., par contre, possède des cellules de  $15 \times 8 \mu$  —  $25 \times 8 \mu$  qui innervent

des groupes de cupules et celles qui innervent des cupules isolées de  $25 \times 16 \mu$ . Chez *Pegomyia betae* CURTIS les cellules des groupes de cupules mesurent  $16 \times 11 \mu$ , et les cupules isolées, mentionnées ci-dessous —  $25 \times 13 \mu$ , et  $27 \times 11 \mu$ . Les cellules qui innervent d'autres cupules isolées sont de dimension intermédiaire. Les cupules qui desservent les cupules au moyen de terminaisons nerveuses appartiennent aux nerfs sous-costal et radial.

Les cellules neuro-chordotonales, appartenant à l'organe chordotonal composent le troisième type de cellules neuro-sensorielles. L'organe chordotonal des insectes a été souvent décrit. LEYDIG (1860) le décrit pour la première fois dans l'aile postérieure des Coléoptères et dans le balancier des Diptères, puis GRABER (1882) chez *Eristalis tenax* L. LEE (1885) et WEINLAND (1890) l'ont trouvé dans les balanciers d'autres Diptères, et JANET (1911) a décrit les organes chordotonaux dans différentes parties du corps des insectes. SCHÖN (d'après ERHARDT 1916) décrit le développement embryonal de l'organe chordotonal dans le tibia d'*Apis mellifica* L. VOGEL (1917) étudia ensuite cet organe dans les ailes des Lépidoptères et ERHARDT (1916) dans les ailes de différents groupes d'insectes, en donnant une esquisse et une description exacte. A quelques exceptions près les auteurs susnommés étaient d'accord quant à la description de cet organe. L'organe chordotonal se compose de quelques et parfois de plus d'une dizaine d'éléments nommés *scolopidia*, tendus entre deux parties de cuticule. Scolopidium, par contre, se compose de trois cellules: d'une cellule nerveuse, d'une cellule terminale et d'une cellule enveloppante. La cellule nerveuse est toujours bipolaire. Son axone centripète communique avec le nerf chordotonal, et l'axone centrifuge est terminé par un petit clou sensoriel (*scolops*) d'origine cuticulaire. Sous le petit clou sensoriel est placée parfois une vacuole qui, comme le clou, est remplie de liquide. Une corde axiale, composée d'un faisceau de neuro-fibrilles, passe du protoplasme de la cellule sensorielle (dans l'axone) et se termine dans le petit clou sensoriel. La cellule neuro-sensorielle elle-même ne s'attache pas directement au cuticule. Elle est de forme oblongue, mais presque toujours coudée. A partir de cette courbure un ligament s'étend dans la direction de la surface supérieure de l'aile, à l'aide duquel la cellule sensorielle est unie au cuticule. L'axone centrifuge avec le petit clou et la corde axiale se dirige vers la surface inférieure de l'aile, non pas verticalement, mais obliquement et distalement se dorte que l'organe est situé dans un certain secteur de la nervure alaire. Chez *Aedes aegypti* L., la longueur de l'organe chordotonal radial est de  $70 \mu$  de même que chez *Drosophila melanogaster* MEIG. L'organe chordotonal téguilaire est plus petit — il mesure  $27 \mu$  chez *Drosophila melanogaster* MEIG. L'organe chordotonal s'unit à l'aide de la cellule terminale avec la surface inférieure de l'aile. La cellule enveloppante, par contre, entoure partiellement la cellule neuro-sensorielle avec son axone centrifuge et la vacuole.

Dans les Diptères que j'ai étudiés l'organe chordotonal apparaît seulement dans la tégula et de la *v. R*. Il se compose de plusieurs (dans la tégula) et de plus de dix (dans la *vena R*) cellules nerveuses, oblongues ou ovales. Leurs

dimensions sont de  $11 \times 8 \mu$  dans la *v. R* chez *Aëdes aegypti* L. et de  $4 \times 2 \mu$  (dans la tégula) et de  $6 \times 3 \mu$  (dans la *v. R*) chez *Drosophila melanogaster* MEIG. Il est parfois difficile de déterminer les dimensions des cellules, car on ne peut pas distinguer leurs bornes réciproques. Elles sont situées d'ordinaire très près l'une de l'autre et le colorant les a teint en totalité. Ce n'est que le nombre des axones, et surtout des axones centrifuges qui témoigne du nombre des cellules. De même, on ne remarque pas toujours les petits clous sensoriels et les vacuoles. On ne voit aucunes cellules additionnelles, vu qu'elles ne sont pas des cellules nerveuses.

COMPARAISON DE L'INNERVATION ET DES ORGANES SENSORIELS DES AILES DES DIPTÈRES

Malgré que les Diptères sont, en général, assez homogènes sous le rapport de l'innervation des ailes, on peut trouver entre eux certaines différences qui sont assez importantes dans les espèces des familles plus éloignées. La table ci-dessous contient des éléments nerveux présents dans les ailes des Diptères étudiés jusqu'à présent.

No	Espèce	Sensillae						Organes chordo-tonaux			Nom-bre de nerfs
		trichoideae		chaetiae	campaniformes			préalaire	radial	cubital	
		prop-rement dits	avec carac-tère de s. chaetiae		groupes		isolés sur com-bien de ner-vures				
					Sc	R					
1.	<i>Tipula paludosa</i>	3	—	1	3	3	6	1	1	1	9
2.	<i>Sciara thomae</i>	1	—	1	3	3	4	1	1	—	6
3.	<i>Aëdes aegypti</i>	—	1	—	1	3	2	1	1	1	5
4.	<i>Hoplodonta viridula</i>	—	2	—	3	2	3	1	1	—	5—6
5.	<i>Silvius vituli</i>	—	1	—	4	2	2	2	1	—	6
6.	<i>Drosophila melanogaster</i>	—	5	—	3	4	3	1	1	—	5
7.	<i>Drosophila fenestralis</i>	—	2	—	3	3	3	1	1	—	5
8.	<i>Ornithomyia biloba</i>	3	—	1	3	2	3	1	1	—	5
9.	<i>Oxypterum pallidum</i>	2	—	1	3	3	3	1	1	—	4—5
10.	<i>Hylemyia antiqua</i>	—	2	1	3	4	3	1	1	—	5
11.	<i>Pegomyia betae</i>	—	3	1	3	4	3	1	1	—	5
12.	<i>Chortophila brassicae</i>	—	3	1	3	4	3	1	1	—	5
13.	<i>Fannia canicularis</i>	—	3	1	3	4	3	1	1	—	5
14.	<i>Musca domestica</i>	—	3	1	3	5	3	1	1	—	5
15.	<i>Calliphora vicina</i>	—	3	1	3	4	3	1	1	—	5
16.	<i>Lucilia sericata</i>	—	3	1	3	4	3	1	1	—	5



Il résulte de cette table que les organes sensoriels suivants existent chez les Diptères: les *sensillae trichoideae*, les *sensillae trichoideae* à caractère de *sensillae chaeticae*, les *sensillae chaeticae*, les *sensillae campaniformes* et les organes chordotonaux. En plus, de nombreux Diptères ont, sur le bord antérieur de l'aile de cônes qui ne sont innervés qu'exceptionnellement (seulement chez *Calliphora*, d'entre les Diptères étudiés jusqu'à présent). Dans les espèces qui appartiennent aux familles inférieures, les soies apparaissent seulement dans l'absence des cils à caractère de soies (*Tipula paludosa* MEIG., *Sciara thomae* L., *Ornithomyia biloba* DUFOUR, *Oxyterum pallidum* LEACH), mais les soies manquent si ces cils forment une transition entre les cils typiques et les soies, malgré que, à cause de leur innervation, ils devraient appartenir aux cils (*Aedes aegypti* L., *Hoplodonta viridula* FABR., *Silvius vituli* FABR., *Drosophila melanogaster* MEIG. et *Drosophila fenestralis* FALL.). Les espèces appartenant aux familles supérieures (*Hylemyia antiqua* MEIG., *Pegomyia betae* CURTIS, *Chortophila brassicae* BOUCHÉ, *Fannia canicularis* DEG., *Musca domestica* L., *Calliphora vicina* ROB.-DESV., *Lucilia sericata* MEIG.) n'ont pas des cils typiques. Elles ne possèdent que des cils à caractère de soies, mais aussi des soies.

Les cupules sont disséminées isolément ou en groupes. Des cupules isolées peuvent se trouver sur différentes nervures alaires. Dans la famille la plus primitive, à laquelle appartient *Tipula paludosa* MEIG., les cupules sont le plus disséminées, car elles sont disposées sur 6 nervures longitudinales. Chez *Sciara thomae* L. par contre, sur 4 nervures longitudinales, tandis qu'elles se trouvent sur 3 nervures seulement dans toutes les autres espèces de Diptères étudiées sous ce rapport. *Aedes aegypti* L. et *Silvius vituli* FABR. font exception, ayant des cupules isolées sur 2 nervures longitudinales.

La présence des groupes de cupules se borne à la base de l'aile et a deux nervures seulement: la nervure sous-costale et la nervure radiale, dont la première les porte sur sa surface inférieure et la seconde sur sa surface supérieure. Le nombre de groupes sous-costaux est stable d'ordinaire et consiste en 3 groupes — à l'exception de *Aedes aegypti* L., qui n'a qu'un seul groupe sous-costal et de *Silvius vituli* FABR. qui en a 4. Le nombre de groupes radiaux est plus variable et oscille entre les limites de 2—5. Les représentants des familles supérieures ont 4—5 groupes radiaux et ceux des familles inférieures — 2—3 groupes.

L'organe chordotonal subit (s'il s'agit de leur nombre) les moindres changements. D'ordinaire il y a un organe chordotonal préalaire (tégulaire) (à l'exception de *Silvius vituli* FABR. qui a deux organes chordotonaux préalaires) et un organe radial. Chez *Tipula paludosa* MEIG., un organe chordotonal apparaît encore, nommé cubital que l'on n'a pas découvert chez d'autres espèces de Diptères. Chez *Aedes aegypti* L., un autre organe chordotonal existe encore, en outre de l'organe chordotonal radial. Il est dirigé vers la nervure *Cu*, mais il se détache du nerf radial à l'aide du nerf chordotonal et voilà pourquoi il devrait aussi porter le nom d'organe radial. Cependant, la présence de cet organe est la preuve que cette espèce est très primitive. On pourrait supposer qu'il correspond à l'organe chordotonal cubital de *Tipula paludosa* MEIG. Son

long nerf chordotonal semble prouver que cet organe s'est lié au nerf radial à cause du manque de nerf cubital. Afin de prouver l'homologie de cet organe avec l'organe chordotonal cubital chez *Tipula paludosa* MEIG. on peut aussi mentionner le petit nombre de cellules neuro-chordotonales.

Le cours des nerfs principaux est très uniforme chez différentes espèces de Diptères, ce dont mention a été faite fréquemment — cela prouverait que cet ordre est très spécialisé. *Tipula paludosa* MEIG. est une exception sous ce rapport, représentant la famille la plus primitive, qui possède le plus de nerfs principaux. Ce sont: le nerf préalaire (téguilaire) (*n. antealaris*, *tegularis*), le nerf costal (*n. costalis*), le nerf sous-costal<sub>1</sub> (*n. subcostalis*<sub>1</sub>) et le nerf sous-costal<sub>2</sub> (*n. subcostalis*<sub>2</sub>), le nerf radial antérieur (*n. radialis anterior*) et le nerf radial postérieur (*n. radialis posterior*), le nerf médial (*n. medialis*), le nerf cubital (*n. cubitalis*) et le nerf anal (*n. analis*). Une telle quantité de nerfs ne se trouve pas chez les espèces appartenant aux familles supérieures. Le nombre de nerfs principaux diminue. Les nerfs: médial, cubital et anal sont réduits, le nerf costal manque parfois (*Aedes aegypti* L.). Chez certaines espèces on ne peut pas constater la présence du nerf préalaire (*Hoplodonta viridula* F.) ce qui, d'après ZACWILICHOWSKI (1930), peut être attribué à des difficultés techniques, par suite de quoi ce nerf n'aurait pas été coloré, soit endommagé ou détruit durant la préparation. Parfois le nerf préalaire passe dans le nerf costal (*Oxypterus pallidum* LEACH) et voilà pourquoi le nombre de nerfs diminue (1 nerf du moins). A ces exceptions près, le nombre de branches nerveuses est absolument stable et se compose des nerfs suivants: le nerf préalaire, le nerf costal, le nerf sous-costal, le nerf radial antérieur et le nerf radial postérieur. Les espèces plus primitives (*Tipula paludosa* MEIG., *Aedes aegypti* L., *Sciara thomae* L., *Hoplodonta viridula* FABR., *Silvius vituli* FABR.) ont en outre le nerf sous-costal<sub>2</sub> qui est l'homologue du nerf sous-costal d'autres ordres d'insectes.

D'autres différences dans l'innervation des ailes des Diptères appartenant aux familles inférieures et supérieures se manifestent dans la longueur du nerf radial. Dans les espèces inférieures son parcours est très long et il se divise en 2 branches, plus courtes d'ordinaire que le nerf radial commun. Chez les Diptères supérieurs, le nerf radial est court, se divisant bientôt pour former le nerf radial antérieur et le nerf radial postérieur qui sont plus longs que le nerf initial.

Le manque des nerfs suivants — le nerf médial, le nerf cubital et le nerf anal — a un caractère secondaire et témoigne indubitablement d'une haute spécialisation de l'aile. Le fait que la spécialisation du système nerveux dans les ailes des Diptères va de pair avec la spécialisation de l'aile est très frappant. Ceci se manifeste, entre autres dans ce qu'on appelle la costalisation (RODENDORF 1946) qui consiste en ce que les nervures (sous-costale et radiale) se déplacent vers le bord antérieur de l'aile. Le bord antérieur de l'aile joue de la sorte un rôle très important durant le vol. Presque tous les organes sensoriels cuticulaires et les principales branches nerveuses sont aussi groupés sur le bord antérieur de l'aile.

## CONCLUSIONS

En s'appuyant sur les recherches décrites ci-dessus, on peut arriver aux conclusions suivantes:

1. Les organes sensoriels des ailes des Diptères sont représentés par les *sensillae trichoideae* proprement dits ou les *sensillae trichoideae* à caractère de *sensillae chaeticae*, les *sensillae chaeticae*, les *sensillae campaniformes* et les organes chordotonaux.

2. Les *sensillae trichoideae* des Diptères inférieurs sont plus disséminées et se trouvent sur quelques nervures alaires, tandis que celles de Diptères supérieurs se groupent uniquement sur la nervure costale qui passe le long du bord antérieur de l'aile.

3. Il existe des différences dans le nombre des poils situés sur la nervure costale de différentes espèces de Diptères. Dans les familles plus primitives les poils à la base de la *v. C* sont peu nombreux (par suite de quoi même le nerf costal de l'*Aedes aegypti* L. manque). Si l'on se tourne vers les familles supérieures, la base de la nervure costale devient plus large, et ses poils, représentés en grand nombre, sont disposés sur plusieurs rangs.

4. Les *sensillae chaeticae* sont toujours disposées sur la nervure costale.

5. Les cupules apparaissent isolément ou en groupes.

6. Certaines cupules isolées donnent l'impression de groupes (chez *Tipula paludosa* MEIG. sur la *v. Cu*, chez *Aedes aegypti* L. sur la *v. Sc* et chez *Sciara thomae* L. sur la *v. M+Cu*).

7. Le nombre de groupes de cupules grandit dans les familles supérieures.

8. Le déplacement des organes sensoriels sur les nervures plus rapprochées du bord antérieur de l'aile a lieu.

9. Les cupules isolées des espèces appartenant aux familles inférieures sont plus dispersées et situées sur les 4—6 nervures principales, tandis que dans les espèces appartenant aux familles supérieures les cupules se rassemblent uniquement sur 3 nervures principales.

10. Le nombre d'organes chordotonaux alaires diminue (chez *Tipula paludosa* MEIG. — 3, chez *Aedes aegypti* L. — 2, dans toutes les autres espèces — 1).

11. Un seul organe chordotonal alaire apparaît d'habitude.

12. Des différences minimales dans le parcours des nerfs principaux dans les ailes d'espèces différentes témoignent d'une grande spécialisation de l'ordre.

13. Dans les espèces les plus inférieures (*Tipula paludosa* MEIG.) se trouvent 9 nerfs principaux: le nerf préalaire, costal, sous-costal<sub>1</sub>, sous-costal<sub>2</sub>, radial, médianal, cubital et anal.

14. Chez les Diptères supérieurs, le nerf sous-costal<sub>2</sub>, homologue du nerf sous-costal des insectes d'autres ordres, s'atrophie.

15. En plus, le nerf médianal, cubital et anal manquent chez les Diptères supérieurs, ce qu'il faut considérer comme un phénomène secondaire.

16. Un déplacement des nerfs principaux sur la moitié antérieure de l'aile a lieu chez les Diptères supérieurs, ce qui va de paire avec la costalisation de l'aile.



17. L'innervation des ailes des Diptères témoigne de la haute spécialisation de cet ordre.

18. Il s'ensuit que le parcours des nerfs ne peut être considéré comme un caractère diagnostique dans les bornes des espèces, des genres et même des familles rapprochées dans un système naturel.

19. La disposition des *sensillae trichoideae* et des *sensillae campaniformes* peut constituer un pareil critérium.

## L'INNERVATION ET LES ORGANES SENSORIELS DES AILES DES INSECTES

### LE SCHÉMA DE L'INNERVATION DE L'AILE

Le nerf alaire qui sort du ganglion nerveux mésothoracique, se ramifie, avant de pénétrer dans la base de l'aile, en plusieurs branches nerveuses principales: le nerf costal, sous-costal, radial, médianal, cubital et les nerfs anaux. Chacun de ces nerfs, placé d'habitude dans une nervure correspondante, donne de nombreuses ramifications, dirigées en avant ou en arrière et se ramifie en 2 ou plusieurs branches dans son parcours distal. Le nerf alaire pénètre fréquemment sous forme de 2 ou 3 branches nerveuses, comme nerf costo-sous-costal ou comme nerf radio-médiano-cubital, qui se partagent ensuite en des nerfs particuliers séparés. Comme les branches nerveuses suivent les nervures, le nombre de ramifications terminales des nerfs principaux et de leurs branches latérales dépend très souvent du nombre de ramifications de la nervure correspondante. Si, par exemple, la *radius sectoriale* ( $R_s$ ) s'atrophie dans l'aile, le nerf correspondant est absent. Il existe donc pour la plupart une conformité de la nervation et de l'innervation, démontrée dans les *Saltatoria* et les *Dictyoptera* par FUDALEWICZ-NIEMCZYK (1958). Cette conformité est plus grande dans les ordres plus primitifs, tandis que dans les ordres très spécialisés le nombre de branches nerveuses est moindre que celui des nervures.

L'innervation des ailes des insectes diffère dans les détails et voilà pourquoi je la présenterai séparément pour chacun des ordres étudiés jusqu'à présent.

### Super-ordre des *Blattopteroidea* Ordre des *Dictyoptera*

*Phyllodromia germanica* L. a été l'objet des recherches de ZAĆWILICHOWSKI (1934). Les organes sensoriels et l'innervation des ailes sont les plus primitifs. En fait d'organes sensoriels on ne trouve que des cils et des cupules. Parmi les cils on peut distinguer 2 catégories, dont l'une est innervée par des cellules nerveuses séparées et l'autre par des groupes composés de 4—5 cellules neuro-sensorielles. Ce genre d'innervation est caractéristique pour les soies sensorielles.

Dans l'aile antérieure de *Phyllodromia germanica* L. 5 types de cils existent: 1) les cils les plus petits de 12—16  $\mu$  de longueur, qui recouvrent surtout la membrane alaire et sont moins nombreux sur le bord de l'aile et sur les nervures — des cellules neuro-sensorielles séparées les innervent pour la plupart; 2. et 3) les cils moyens de 35—70  $\mu$ , parmi lesquels on peut distinguer des cils plus épais et des cils plus fins. Les cils épais sont principalement situés près du bord antérieur de l'aile et les cils plus minces — sur la membrane alaire. Ils sont presque tous innervés par des groupes de cellules. C'est de ces cils plus minces que proviennent probablement les cils minces des ailes de *Chrysopa* et *Anabolia*. 4) Les cils les plus longs, avec 100—175  $\mu$  de longueur, légèrement arqués (tandis que les cils énumérés ci-dessus sont arqués davantage) et constamment innervés à l'aide de groupes de cellules. Le 5<sup>e</sup> type de cils se trouve sur la surface inférieure de la nervure sous-costale et de ses ramifications qui se dirigent obliquement dans la direction du bord antérieur de l'aile. Ils sont longs de 55—100  $\mu$  et sont, chose caractéristique, longs et s'amenuisent par degrés à partir de leur base, la plupart d'entre eux étant innervée par des cellules sensorielles séparées.

Les cupules sensorielles sont disposées en groupes ou isolément. Dans l'espèce étudiée il n'y a que deux groupes de cupules situés sur la partie inférieure de la nervure sous-costale et innervés par le nerf sous-costal. Ce sont donc des groupes sous-costaux. Les cupules isolées sont peu nombreuses et disséminées sur les nervures principales. Ici appartient la nervure costale.

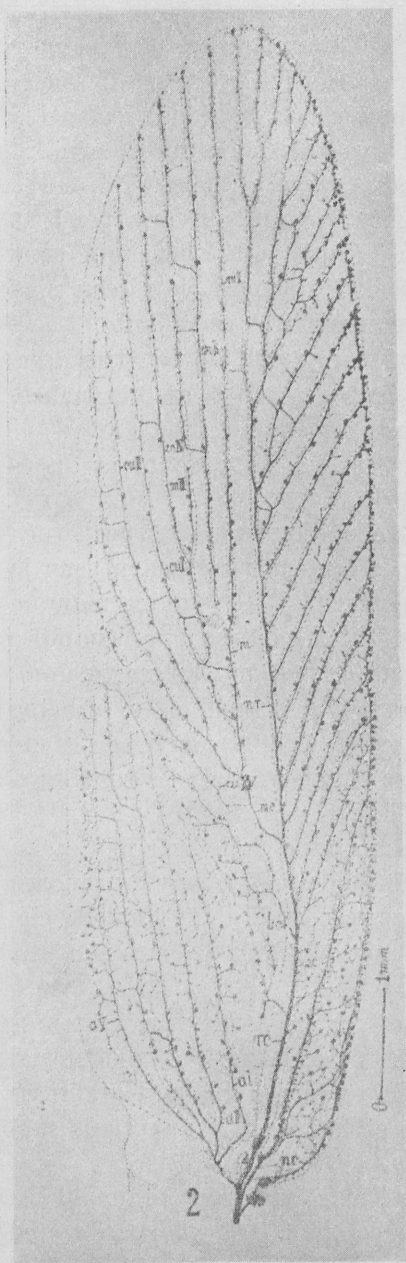
Chez *Phyllodromia germanica* L. 2 organes chordotonaux existent dans l'aile antérieure sont composés d'un petit nombre de cellules neuro-chordotonaux. Un des organes est placé avant la base de l'aile et rattaché au nerf costal, l'autre, radial — au nerf radio-médiano-cubital.

Le nerf alaire, à une distance assez considérable de l'endroit où il pénètre dans la base de l'aile, donne le nerf tegulo-costalis et se partage ensuite en 3 branches qui forment successivement le nerf sous-costal, radio-médiano-cubital et anal. Ces nerfs pénètrent dans la base de l'aile en se dirigeant, à travers les sclérites basaux, vers les nervures correspondantes (Fig. 34).

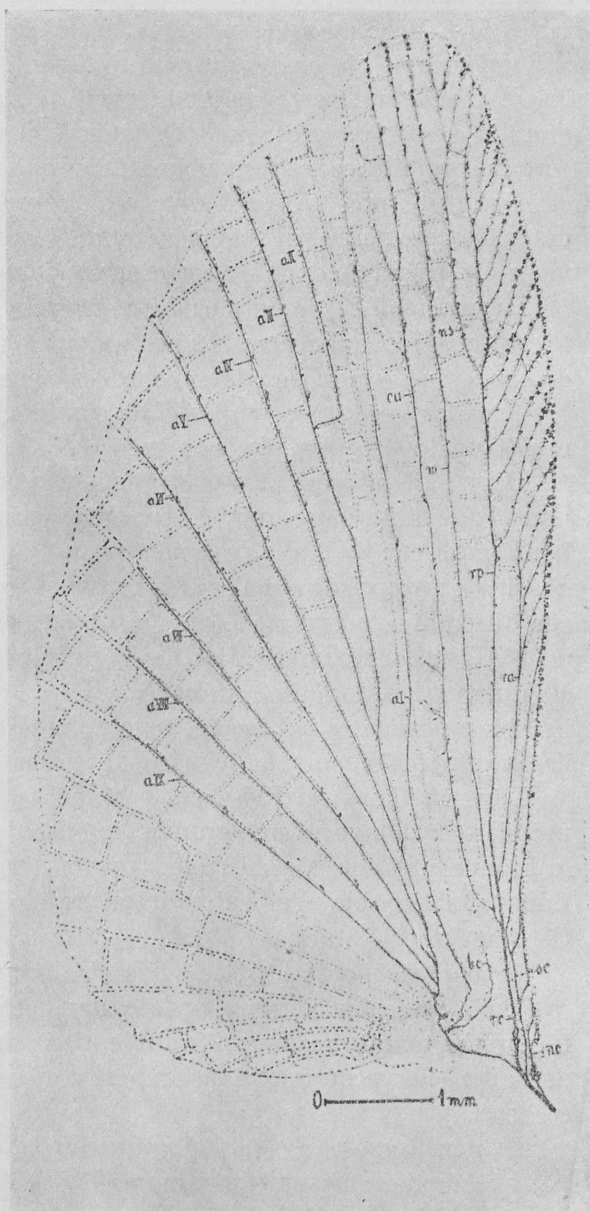
Le nerf sous-costal innerve 2 groupes de cupules et donne de nombreuses ramifications qui, courant à travers le champ costal et s'arborisant, pénètrent dans la nervure costale et innervent les cils sur leur trajet. Le nerf sous-costal pénètre aussi dans la *v. C*.

Le nerf radio-médiano-cubital, après avoir donné le nerf chordotonal, continue sa route dans la nervure commune *R+M* et, à la hauteur de l'endroit où elle se divise en les nervures *R* et *M*, donne le nerf *baso-cubitalis*, dirigé vers l'arrière, puis au-dessus le nerf *medio-cubitalis*, en devenant de la sorte un nerf radial indépendant. Le nerf en question donne au début des ramifications courtes d'abord et puis longues (*rami anteriores*), dirigées antérieurement qui courent dans des nervures coupant obliquement le champ radial, vers le bord antérieur où elles se terminent dichotomiquement.

Le nerf *medio-cubitalis* pénètre dans la nervure médianale et ayant donné



34



35

Fig. 34. *Phyllodromia germanica* L. Répartition des nerfs dans l'aile antérieure (d'après ZACWILICHOWSKI)

Fig. 35. *Ph. germanica* L. Répartition des nerfs dans l'aile postérieure (d'après ZACWILICHOWSKI)



successivement 4 nerfs cubitaux, courant dans toutes les nervures *Cu*, devient un nerf *medialis* indépendant qui se divise à plusieurs reprises, de manière à former dans la partie distale de l'aile 4 nerfs médianaux, situés dans les nervures  $M_1-M_4$ . Les nerfs principaux ne détachent pas ici leurs ramifications avant l'endroit où les nervures se ramifient, comme cela a lieu chez les autres insectes, mais un peu plus distalement. Voilà pourquoi le nerf ramifié pénètre dans la nervure correspondante latéralement, et non par sa base. En outre, certaines ramifications sont plus courtes que les nervures qui leur correspondent et d'autres, après s'être détachées, s'atrophient, tandis que celles qui sont détachées du nerf principal pénètrent à leur place. En somme, le réseau nerveux est très abondant et correspond à une nervation très abondante.

Le nerf anal est le dernier des nerfs principaux, qui avant de pénétrer dans le champ anal, se partage en 3 nerfs, dont le nerf central se divise en 3 branches, de sorte que 5 nerfs anals suivent les 5 nervures du champ anal.

Tous les nerfs mentionnés ci-dessus innervent les cils abondamment disséminés et des cupules peu nombreuses.

Dans l'aile postérieure les 3 premiers types de cils, d'entre les 5 types situés dans l'aile antérieure, sont représentés et se trouvent principalement sur le bord antérieur de l'aile, rarement sur d'autres nervures. Il y a un manque absolu de groupes de cupules et les cupules isolées sont disposées en petit nombre sur différentes nervures. L'unique organe chordotonal est uni au nerf radial.

S'il s'agit de l'innervation de l'aile postérieure, elle ressemble en principe à l'innervation de l'aile antérieure, mais le nombre de cellules nerveuses et de branches nerveuses est beaucoup plus réduit. Les cellules nerveuses sont localisées principalement sur le bord antérieur de l'aile.

Le nerf alaire se divise en 3 branches, comme dans l'aile antérieure. La première se détache à une grande distance de la base de l'aile et, ayant innervé le groupe préalaire de cils, pénètre dans la nervure costale dans laquelle elle finit par s'atrophier. Au cours de son trajet elle innerve les cils de cette nervure. C'est un nerf costal.

Le nerf sous-costal est le suivant. Il court le long de sa nervure et, après sa jonction avec la nervure costale, dans cette dernière. Dans son trajet initial le nerf en question donne 2 ramifications dans la direction du bord antérieur de l'aile; elles pénètrent dans la nervure costale et innervent ses sections successives.

Le nerf *radio-medio-cubitalis*, fort épais, constitue la troisième branche. En passant dans la nervure commune  $R+M+Cu$  il donne un nerf chordotonal court, puis un nerf *medio-cubitalis* qui se partage bientôt en les nerfs indépendants *medialis* et *cubitalis* situés dans les nervures *M* et  $Cu_1$ . Le nerf *radialis* formé par l'issue du nerf *medio-cubitalis*, court dans la *v. R* et ramifie antérieurement les *rami anteriores* qui se dirigent dans les nervures transverse obliques vers le bord antérieur de l'aile. Le nerf radial donne postérieurement par contre, le nerf *sectoralis* qui se divise à plusieurs reprises conformément au partage de la *v. R\_s*. Tous les nerfs qui se terminent sur le bord antérieur

de l'aile s'anastomosent entre eux, ce qu'on ne constate pas pour les nerfs finissant au sommet de l'aile.

Le nerf anal constitue la dernière branche. Avant même de pénétrer dans la base du champ anal, il donne le nerf anal I et souvent le nerf *baso-cubital*. Le nerf anal se divise aussi, des avant sa pénétration, en 4 nerfs anaux suivants, dont 3 pénètrent dans le nervures et le premier détache consécutivement 5 nerfs. De cette manière 8 nerfs anaux (*n. anales* II—IX) innervant des nervures correspondantes, parcourent le champ anal. Aucun de ces nerfs n'atteint le bord postérieur de l'aile.

### Ordre des *Isoptera*

Les ailes des termites sont séparées en deux parties par une ligne transverse préformée: la suture basilaire. Ce sont: la partie proximale relativement petite, attachée d'une manière stable au méso- et métathorax, et nommée l'écaille, et la partie distale, de grandes dimensions, destinée à être rejetée par l'individu sexuel après l'essaimage. Un partage pareil influe sur la disposition dans l'aile des organes sensoriels dont la majorité est située sur l'écaille (Fig. 38).

L'innervation des ailes de cet ordre est connue d'après l'exemple de *Calotermes flavicollis* FABR. (RICHARD 1950). En fait d'organe sensoriels, on peut distinguer sur l'aile antérieure des cils, des cupules et un organe chordotonal.

Les cils, grands et petits, sont principalement disposés sur les nervures et, en quantité moindre, sur la surface de l'aile. Les plus grands des cils grands peuvent être aperçus sur la *v. C*. Sur l'écaille les cils sont groupés en le plus grand nombre près de la suture basilaire. RICHARD (1951 et 1954) ne décrit pas expressément la manière d'innervation des cils, mais il résulterait, d'après le texte et l'esquisse, qu'ils sont innervés à l'aide de cellules neuro-sensorielles bipolaires séparées. Il résulterait, d'après les recherches non-terminées de RICHARD et FUDALEWICZ-NIEMCZYK sur l'ontogénèse de nerfs alaires de *Reticulitermes lucifugus* ROSSI et de sa sous-espèce *Reticulitermes l. sentonensis* FEYT. que les cils situés sur le bord antérieur des tergites méso- et métathoraciques, tant chez les ouvriers que chez les soldats et sur les fourreaux alaires des nymphes, sont innervés par des cellules nerveuses séparées ou par des groupes de cellules. Cette manière d'innervation des cils rappelle les conditions existantes chez les *Dictyoptera*.

Les cupules sur l'aile antérieure de *Calotermes flavicollis* FABR. sont très peu nombreuses et il n'y a qu'un seul groupe de cupules situé sur la surface inférieure de la nervure sous-costale d'écaille. Ceci rappelle aussi les conditions existantes chez les *Dictyoptera*. Les cupules isolées sont disséminées sur les nervures, à partir de la *v. Sc* jusqu'à la *v. Cu*, sur leur surface supérieure près de la suture basilaire.

L'unique organe chordotonal est partagé en 2 groupes, dont chacun est composé de 10 cellules neuro-chordotonales environ. Il est situé dans la tégula.

Le nerf alaire, avant de pénétrer dans l'écaille donne sa première ramifi-

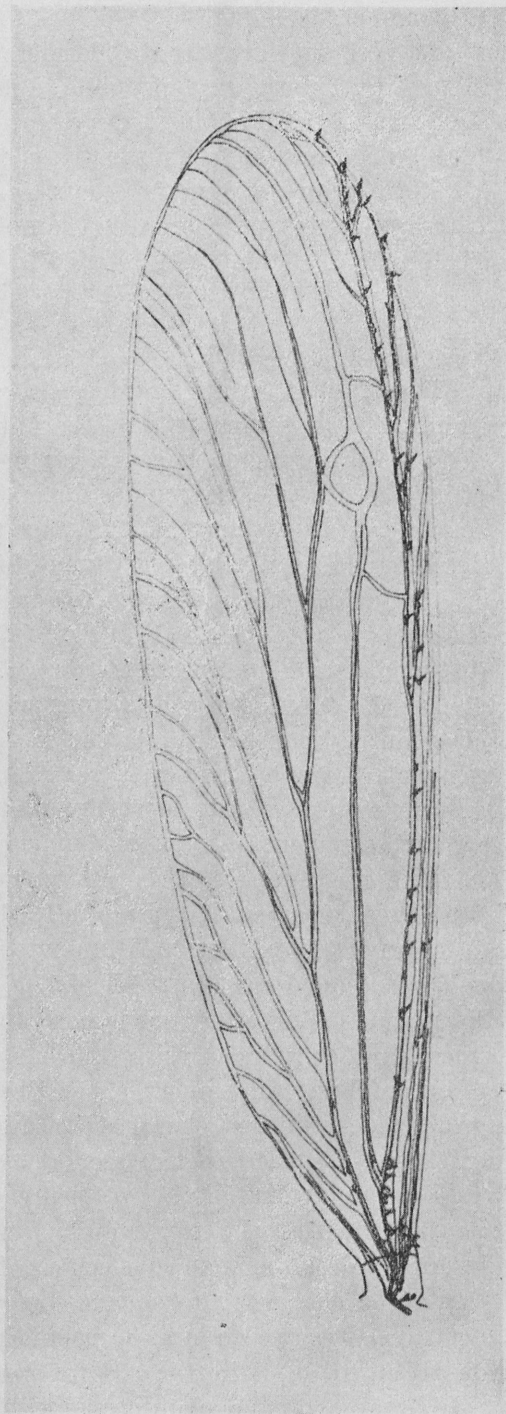
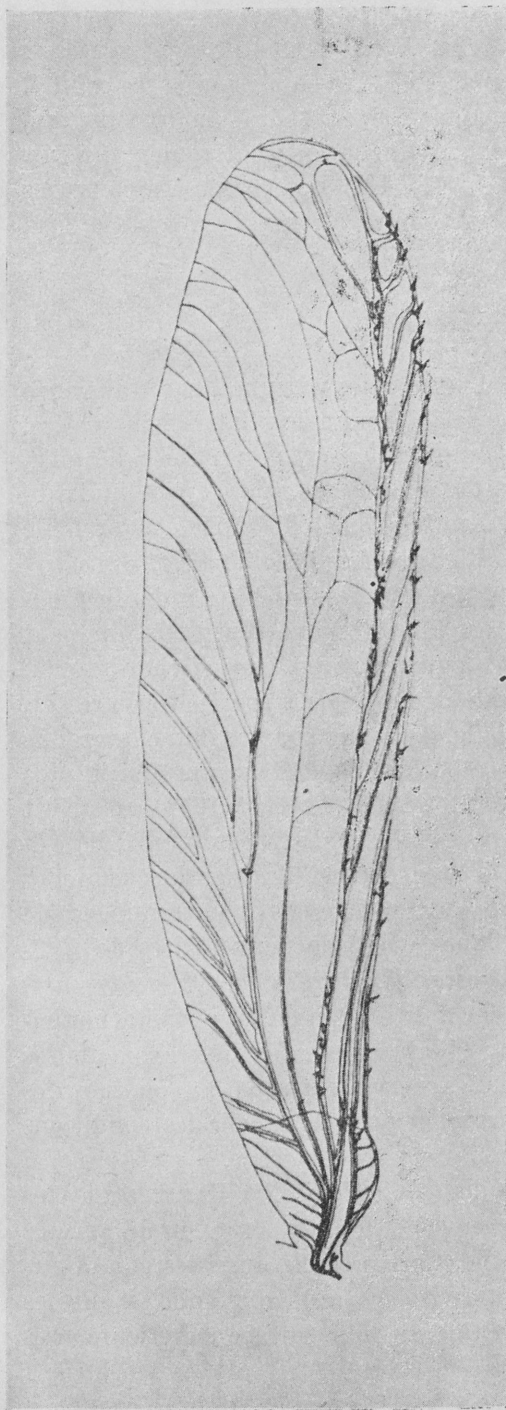


Fig. 36. *Calotermes flavicollis* FAB. Répartition des nerfs dans les ailes (d'après RICHARD)



cation sous forme de nerf téguilaire, qui innerve les cils situés dans la téguila, tandis que l'organe chordotonal est innervé à l'aide d'un nerf chordotonal court. Le nerf alaire donne ensuite consécutivement les nerfs: *costo-subcostalis*, *radialis*, *medio-cubitalis* et *anal*.

Le nerf *costo-subcostalis* court dans la partie proximale de *v. Sc*, en donnant antérieurement plusieurs ramifications, mais il se partage, auprès de la suture basilaire, en 2 nerfs: le nerf *costalis* et le nerf *subcostalis*. Le premier passe dans la *v. C* et s'y termine peu après. Le second suit sa nervure et passe avec elle dans la *v. C* où il innerve un secteur restreint (Fig. 36).

Le nerf *radialis* innerve le groupe de cupules situées sur la surface inférieure de l'aile et se divisé ensuite, en formant le nerf *radialis* et le nerf *sectoralis*. L'innervation du groupe de cupules situé sur la surface inférieure de l'aile par le nerf *radialis* est plutôt une exception rare et ce serait un cas unique qui n'a pas été noté jusqu'à présent. Chez tous les autres insectes, le groupe de cupules se trouvant sur la surface inférieure de l'aile appartient à la nervure sous-costale et est desservi par le nerf *subcostalis*. Le nerf *radialis*, par contre, innerve le groupe de cupules situé sur la surface supérieure de la *v. R*. Après avoir donné le nerf sectoral, le nerf radial se dirige avec sa nervure vers le bord antérieur de l'aile où il s'atrophie après un parcours assez court. Le nerf sectoral cependant, donne de nombreuses ramifications (8) qui courent obliquement dans la direction du bord antérieur de l'aile et une ramification dirigée en arrière vers le sommet de l'aile. Ce nerf innerve le plus grand nombre de cils, tout en étant successivement le cinquième nerf desservant à l'aide d'axones des cellules neuro-sensorielles, les cils du bord antérieur de l'aile, où plutôt ceux de la *v. C* qui suit ce bord.

Le nerf médiano-cubital se partage, peu après avoir pénétré dans sa nervure, en nerf médianal et nerf cubital. Le premier consiste en une branche mince qui se termine avant d'atteindre la moitié de l'aile, le second — est mieux développé et arrive jusqu'à la moitié de la longueur de l'aile, en donnant postérieurement plusieurs ramifications (5 environ). Les deux branches innervent, en outre, de nombreux cils de la partie proximale, encore des cils situés en petite quantité sur les nervures correspondantes de la partie distale de l'aile.

Le nerf anal est le nerf le plus court; il ne donne des cellules nerveuses qu'à quelques cils du bord postérieur de l'aile.

L'aile postérieure présente certaines différences si on la compare avec l'aile antérieure. On y trouve aussi le nerf téguilaire innervant l'organe chordotonal préalaire et des cils, mais le nerf costal manque. Le bord antérieur de l'écaille est innervé par les ramifications du nerf sous-costal. Ce dernier se détache du nerf alaire comme nerf sous-costo-radial qui, dès sa pénétration dans la base de la nervure correspondante, se divise en deux nerfs indépendants situés dans les nervures *Sc* et *R*. Le nerf sous-costal, ayant desservi de nombreux cils du champ costal et de la partie proximale du bord antérieur de l'aile, continue de suivre sa nervure pour pénétrer ensuite dans la *v. C* dans laquelle il se termine environ à la hauteur de la moitié de la longueur de l'aile.

Le nerf radial innerve beaucoup moins de cils de l'écaïlle, il court parallèlement au nerf précédent dans la partie distale et pénètre aussi dans la *v. C* au-delà de l'endroit où le nerf sous-costal s'atrophie. Le nerf en question se termine aussi bientôt dans la nervure costale.

Le nerf le plus grand ici est le nerf médianal, qui part du nerf alaire comme nerf médiano-cubital et qui, avant d'atteindre la suture basilaire, se partage en nerf médianal et nerf cubital. Le premier d'entre eux se partage ensuite en nerf médianal antérieur, pénétrant dans la *v. R* et en nerf médianal postérieur, courant dans la *v. M*. Le nerf *medialis anterior* occupe donc la place du nerf sectorial et, comme lui, donne plusieurs (4) ramifications vers le devant de l'aile. Ce nerf innerve le nombre le plus considérable de cils. *N. medialis posterior* est moins développé et arrive un peu au-delà la moitié de l'aile.

Le nerf cubital qui suit la *v. Cu*, beaucoup mieux développé, donne 3 courtes ramifications vers l'arrière de l'aile.

Le nerf anal est très court et innerve seulement quelques cils.

En s'appuyant sur des recherches ontogénétiques concernant les nerfs et les trachées alaires du *Calotermes flavicollis* FABR., RICHARD (1954) a constaté que les nerfs sont le premier organe qui se développe dans les ailes et qui c'est à eux qu'appartient le rôle principal dans le développement de l'aile et de ses organes. Le parcours des nerfs déciderait de celui des trachées et peut-être même des nervures.

Ces conclusions sont confirmée par les recherches entreprises à présent sur l'ontogénèse de l'innervation et de trachéation des ailes de *Reticulitermes lucifugus* ROSSI et *Reticulitermes l. sentonensis* FEYT. Les nerfs auraient donc un rôle dynamogène dans la formation des organes alaires.

En comparaison avec l'innervation des ailes de *Phyllodromia germanica* L., *Calotermes flavicollis* FABR. a des organes sensoriels et des ramifications des nerfs très réduits. Les nerfs: médianal et anal surtout sont très faiblement développés chez *Calotermes flavicollis* FABR., tandis que ces mêmes nerfs donnent de nombreuses et longues ramifications chez *Phyllodromia germanica* L. L'innervation des ailes des *Isoptera* pourrait être considérée comme étant mal développé — elle serait primitive chez les *Dictyoptera*. Une autre différence consisterait dans le partage du grand nerf *radio-medio-cubitalis* en 3 nerfs principaux indépendants chez *Calotermes flavicollis* FABR.

L'innervation des ailes des *Isoptera* et *Dictyoptera* témoigne des différentes voies du développement des ailes de ces deux ordres. C'est l'hypothèse qu'émit MARTYNOV (1937), en s'opposant à celle de HOLMGREN qui s'efforça de démontrer que les *Isoptera* descendent des *Protoblattoptera*. MARTYNOV prova que les *Dictyoptera*, *Protoblattoptera* et *Isoptera* proviennent d'une souche commune — les *Archisoptera*. Les *Isoptera* se séparèrent plus tôt des *Archisoptera* avant les deux autres groupes. Les *Isoptera*, malgré de nombreuses adaptations originales, conservèrent les traits archaïques de l'organisation des ancêtres des Blattes. La suture craniale et la structure du thorax et celle des ailes qui conservent leur caractère primitif, en sont la preuve. Elles sont membraneuses, homo-

nomes, avec une nervation peu évoluée, sans nervures transverses. On peut ajouter une preuve encore à celles qui viennent d'être citées, concernant le faible développement de l'innervation des ailes. En outre, les nerfs *costo-subcostalis* et *medio-cubitalis* se partagent en nerfs indépendants dès leur pénétration dans la base de l'aile, tandis que chez les *Dictyoptera* le nerf *radio-medio-cubitalis* transverse  $1/3$  de la longueur de l'aile. La jonction des nerfs en un nerf commun serait le résultat d'une certaine spécialisation. Chez les *Dictyoptera* le développement abondant de l'innervation et des organes sensoriels, surtout dans l'aile antérieure, s'unit à la transformation des ailes membraneuses en tegmina, ce qui aurait un caractère secondaire. En plus, au fur et à mesure de la spécialisation des ailes qui a lieu même chez les insectes les plus primitifs, le nombre des ramifications des nervures augmentait. La nervation peu développée des ailes des *Isoptera* serait donc un trait archaïque. Il pourrait en être de même avec l'innervation que l'on n'a pu malheureusement étudier dans des formes fossiles. Si les nerfs, cependant, auraient un rôle dynamogène dans l'origine des trachées alaires, et peut-être même des nervures, une innervation restreinte mais uniforme, serait plus primitive que celle, très abondante et caractéristique, des *Dictyopteres*.

La présence ou le manque de l'organe chordotonal dans l'aile peut être aussi une preuve de l'état primitif ou de la spécialisation de l'aile. Chez les *Isoptera*, il existe un seul organe chordotonal préalaire, l'organe chordotonal radial est absent. Les *Dictyoptera* ont 2 organes chordotonaux, ce qui prouverait que leur développement et celui des *Isoptera* avaient suivi des voies différentes.

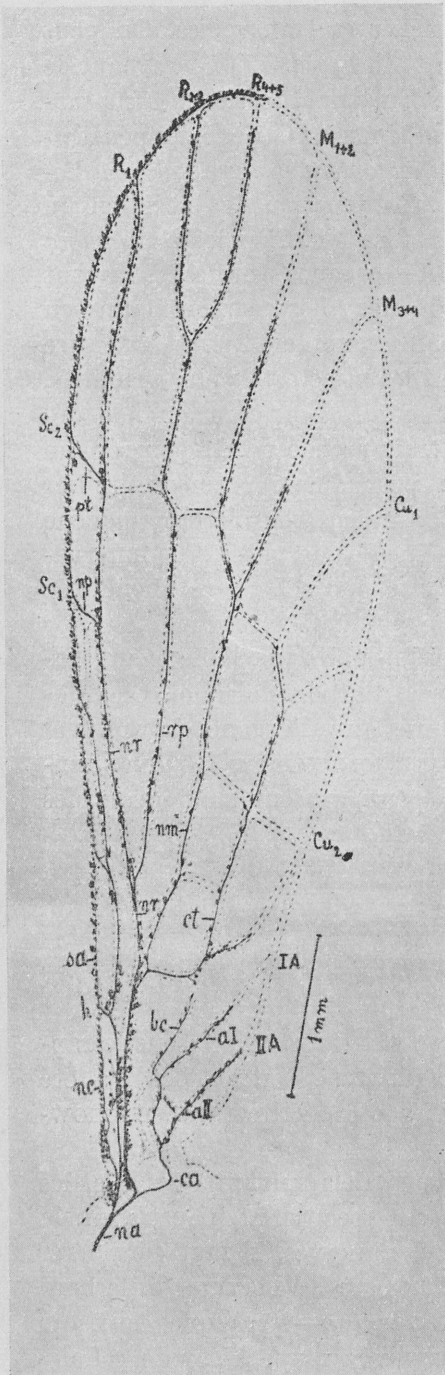
### Super-ordre des *Orthopteroidea* Ordre des *Plecoptera*

Dans cet ordre, quelques espèces des *Isopteryx* ont été étudiées sous le rapport de l'innervation des ailes. Vu qu'aucune différence entre elles n'a été constatée, *Isopteryx tripunctata* SCOP. seulement a été décrite (ZACWILICHOWSKI — 1936).

Sur l'aile antérieure paraissent les organes sensoriels suivants: les cils, les soies, les cupules et l'organe chordotonal. Les cils recouvrent, il est vrai, la surface antière de l'aile, mais ils ne sont pas tous innervés. Il faut considérer comme étant des cils sensoriels ceux qui sont situés sur les nervures et le bord antérieur de l'aile. Ils sont beaucoup plus grands ( $65-90 \mu$ ) que ceux qui couvrent la membrane alaire. Ils sont innervés pour la plupart par de cellules neuro-sensorielles séparées.

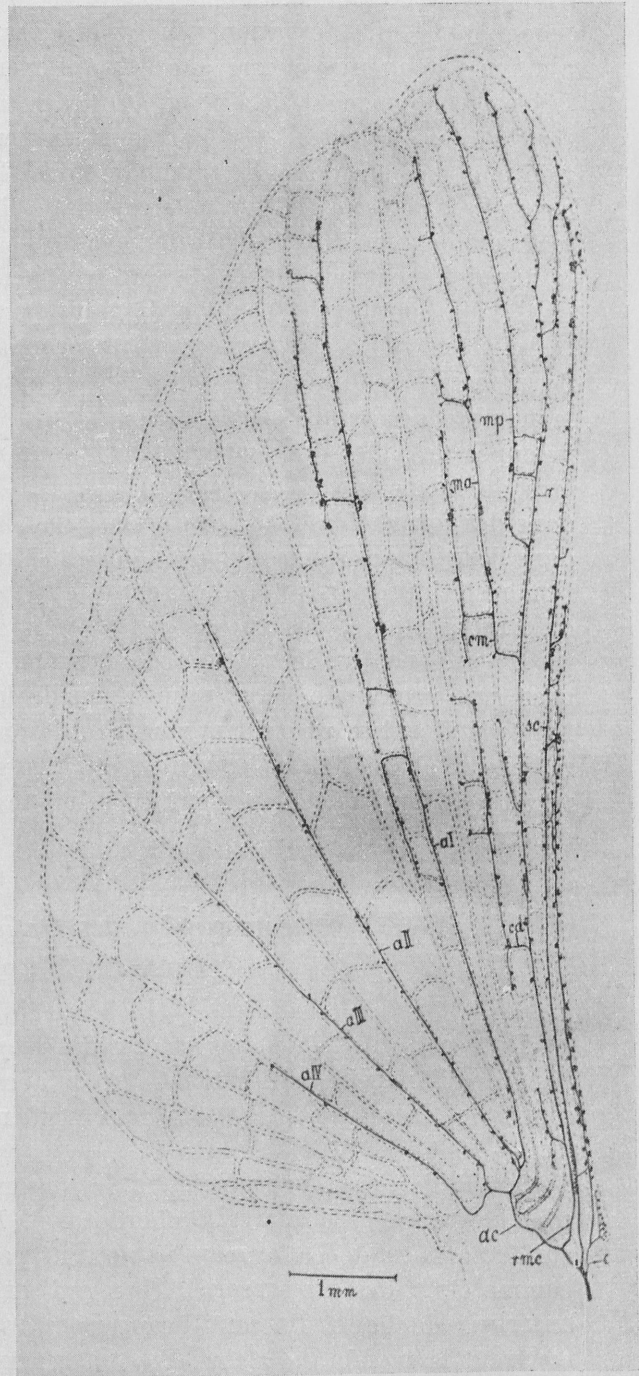
Les soies sensorielles apparaissent sur le bord antérieur de l'aile et sur la *v. R+M*. Elles sont innervées à l'aide de groupes de cellules. La différence qui existe dans la morphologie des cil set des soies sensorielles est petite, ce qui prouverait l'état primitif de cet ordre. En outre, certains cils sur le bord anté-





37

Fig. 37. *Isopteryx tripunctata* Scop. Répartition des nerfs et les organes sensoriels dans l'aile antérieure (d'après ZAĆWILICHOWSKI)



38

Fig. 38. *Stauroderus biguttulus* L. Répartition des nerfs dans l'aile postérieure (d'après ZAĆWILICHOWSKI)

rieur de l'aile sont innervés de même par des groupes de cellules. ZACWILICHOWSKI les considère comme des formes intermédiaires entre les cils proprement dits et les soies sensorielles.

Les cupules sont réunies en 2 groupes sous-costaux et disséminées sur les nervures longitudinales (Fig. 37). Les cupules séparées sont plus petites que les cupules des groupes, comme chez *Caloteremes flavicollis* FABR. (*Isoptera*). Le groupe radial de cupules manque, ce qui a été aussi constaté chez les autres *Plecoptera*, comme *Perla cephalotes* CURT., *Chloroperla grammatica* SCOP., *Nemura variegata* OLIV. et *Leuctra* sp. Ce groupe est remplacé, en quelque sorte, par un groupe de cils. Le second groupe sous-costal de cupules peut aussi ne pas paraître chez certains *Plecoptera* comme par exemple chez *Nemura variegata* OLIV. et *Leuctra* sp. Le manque du groupe radial chez les *Plecoptera* est un caractère primitif, comme chez les *Dictyoptera* et certains *Saltatoria*.

L'organe chordotonal est très primitif. Il se compose de cellules neurochordotonales disposées séparément l'une près de l'autre. Leurs axones centrifuges ne forment pas de faisceau dense et uniforme, comme dans les ailes d'autres insectes, mais sont aussi disposés librement et séparément. Cet organe se trouve dans la tégula, il porte donc le nom d'organe chordotonal préalaire (tégulaire).

L'innervation de l'aile est assez abondante et correspond à la nervation (Fig. 37). Le nerf alaire détache, peu avant de pénétrer dans la base de l'aile, un nerf tégulaire court qui innerve les cils de la tégula et qui donne un nerf chordotonal court. Le nerf costal et le nerf sous-costal part immédiatement après du nerf alaire. Le premier suit la nervure costale et se termine avant sa jonction avec la nervure humérale. Ce nerf dessert par ses axones nerveux de nombreux cils situés dans le rayon de son parcours. Le nerf sous-costal est beaucoup plus long et plus épais et, en courant dans la *v. Sc*, il donne des axones nerveux au groupe de cupules plus proche et aux cils situés dans le champ costal. A la hauteur de la nervure humérale ce nerf se divise en nerf sous-costal antérieur et nerf sous-costal postérieur. Le premier passe, à travers la nervure humérale, dans la *v. C*, dans laquelle il se dirige vers la suivante (seconde), ou la troisième nervure transversale successive. Le second nerf innerve le second groupe de cupules, il donne antérieurement *rami adcostales*, qui suivent les nervures transverses et ensuite la *v. C*, dans laquelle pénètre aussi le nerf sous-costal postérieur lui-même, après la jonction de la *v. Sc* avec le bord antérieur de l'aile. Le nerf sous-costal approvisionne en cellules neuro-sensorielles les cils, les soies et les cupules séparées.

Le nerf *radio-medio-cubitalis* est le nerf le plus fortement développé. Il pénètre dans la base de la *v. R+M* en y innervant le groupe des cils, les cils séparés et les soies. A la hauteur du partage de la *v. R+M* en 2 nervures, le nerf en question se divise en nerf radial et nerf médiano-cubital. Le nerf radial détache postérieurement le nerf sectorial, et antérieurement deux branches qui courent dans la *v. C*. Le nerf radial, après avoir parcouru toute la longueur de la *v. R*, pénètre aussi dans la *v. C* qu'il suit jusqu'au sommet même de l'aile,

en innervant les cils et les cupules séparées, peu nombreuses, de la *v. R*. Le nerf radial innerve en outre, ainsi que le nerf sous-costal et le nerf costal, les cils et les soies du bord antérieur de l'aile.

Le nerf sectorial suit la *v. R* et donne antérieurement une courte branche, puis il se divise, en accord avec la partage de la *v. R<sub>s</sub>*, en deux branches nerveuses qui se terminent près du sommet de l'aile. Ce nerf ne dessert que les cils.

Les nerfs qui suivent le bord antérieur de l'aile ne se joignent pas entre eux, ce qui indique que le système nerveux des ailes est primitif.

Le nerf *medio-cubitalis*, s'étant séparé du tronc commun, se dirige à travers la partie basale de la *v. M* et se divise ensuite en deux branches, le nerf médianal et le nerf cubital. La première branche continue son parcours dans la *v. M*, puis dans la *v. M<sub>1+2</sub>*. Elle donne parfois de courtes ramifications vers la *v. M<sub>3+4</sub>*. Ce nerf dessert que les cils de la *v. M<sub>1+5</sub>*.

Le nerf cubital, s'étant séparé avec le nerf médianal, court horizontalement à travers la nervure transverse qui unit *v. M* avec la *v. Cu*, pénètre dans cette dernière, en changeant sa direction de 90° et se dirige distalement. Il détache, à peu de distance une courte branche qui pénètre dans la *v. Cu<sub>2</sub>* et suit lui — même la *v. Cu<sub>1</sub>* jusqu'à la dernière nervure transverse du champ cubital. Ce nerf dessert, à l'aide de cellules nerveuses bipolaires les cils sensoriels de la *v. Cu<sub>1+2</sub>*.

Le dernier des nerfs, nommé cubito-anal, court d'abord dans la direction du bord postérieur de l'aile, change ensuite sa direction presque à angle droit en une direction distale et pénètre dans la base des nervures anales où il se partage en deux branches, dont la première se divise une fois encore. Trois branches, pénétrant dans la partie basale des *v. Cu*, I A et II A, se forment de la sorte. Ces branches portent le nom de nerf *baso-cubitalis*, *analys<sub>1</sub>* et *analys<sub>2</sub>*.

Les organes sensoriels de l'aile postérieure sont les mêmes que ceux de l'aile antérieure. Les cils courts, situés sur le bord antérieur de la nervure commune *R+M+Cu*, dirigés vers la partie antérieure de l'aile à la suite d'une forte flexion, sont une particularité.

Le cours des nerfs dans l'aile postérieure diffère de celui de l'aile antérieure seulement dans sa partie basale. La différence la plus importante consiste dans le manque du dernier nerf, c'est à dire du nerf cubito-anal. Le nerf alaire se partage donc en deux branches dans l'aile postérieure. La branche antérieure donne les nerfs: téguilaire, costal et sous-costal, la branche postérieure — les nerfs: radial, sectorial, médianal et cubital. Le nerf anal manque. Le nerf téguilaire dessert les cils et l'organe chordotonal préalaire. Les nerfs costal et sous-costal ressemblent aux nerfs correspondants de l'aile antérieure. Le nerf *radio-medio-cubitalis* est aussi, dans l'aile postérieure, le nerf le plus fortement développé. Après avoir innervé un groupe considérable de cils, il se divise en nerf radial et nerf *sectoro-medio-cubitalis*. Le premier d'entre eux suit la *v. R* d'une façon analogue à celle de l'aile antérieure, le second se partage en nerf *sectoro-medialis* et nerf *cubitalis*, qui pénètre dans la *v. Cu<sub>1</sub>*. Le nerf *sectoro-medialis*, par contre, se divise une fois encore et forme le nerf *sectoralis* indépendant



et le nerf *medialis*, dont le parcours ressemble à celui de l'aile antérieure. Les 3 derniers nerfs innervent, en plus des cils, aussi les cupules, en quoi ils diffèrent des nerfs analogues de l'aile antérieure.

### Ordre des *Saltatoria*

Les organes sensoriels et l'innervation des ailes de cet ordre ont été souvent étudiés dans différentes espèces. GRABER (1882, 1883) a décrit les organes sensoriels de *Platypleis grisea* F., ERHARD (1916) les a étudiés chez *Pachytylus nigrofasciatus* GEER., *Psophus stridulus* L., *Meconema varium* FABR., *Orphanidia denticauda* CHARP., *Locusta cantans* FÜSSL. et *Phaneroptera falcata* SCOP. Deux espèces, *Stauroderus biguttulus* L. grâce à ZAĆWILICHOWSKI (1934) et *Tettigonia cantans* FÜSSL., grâce à FUDALEWICZ-NIEMCZYK (1955), ont été le plus exactement étudiées. Les organes sensoriels de ces espèces se réduisent aux cils et aux cupules. L'organe chordotonal manque, ce qui est indubitablement un caractère primitif, hérité des ancêtres des *Saltatoria*. Chez les *Dictyoptera* l'organe chordotonal est un acquis secondaire, car il n'était pas présent chez les *Protoblattoidea*. Les cils sont représentés en 3 types et apparaissent sur la membrane alaire (les cils) et sur toutes les nervures longitudinales. Chez *Tettigonia cantans* FÜSSL. en relation à la présence de l'organe stridulant de l'aile antérieure, les cils sont nombreux, non seulement dans la moitié antérieure de l'aile, mais aussi dans la partie basale postérieure. Les cils sont innervés à l'aide de cellules neuro-sensorielles bipolaires et, très fréquemment, par des groupes de 3—4 cellules. Ce serait une preuve des relations primitives existant dans cet ordre, comme dans les ordres déjà mentionnés. Certains cils ressemblent à des soies, non seulement par leur innervation mais aussi par leur structure extérieure; ce sont ceux d'entre eux qui se trouvent sur le bord antérieur de l'aile en une position plus verticale. Ils pourraient être des soies mais il serait difficile de le distinguer définitivement des autres cils.

Les cupules peuvent être rassemblées en groupes, soit disséminées séparément. Chez *Stauroderus biguttulus* L. deux groupes de cupules (sous-costaux) apparaissent seulement, situés sur la surface inférieure de la nervure sous-costale. Chez *Tettigonia cantans* FÜSSL. par contre, deux groupes radiaux existent en outre sur la surface supérieure de *v. R.* La présence de ces groupes indiquerait le développement phylogénétique considérable de cette espèce. Le nombre de cupules séparées chez *Tettigonia cantans* FÜSSL. est très restreint (quelques-unes à peine), tandis que *Stauroderus biguttulus* L. en a beaucoup plus (50 environ).

Le parcours des nerfs dans l'aile antérieure de l'espèce décrite est un peu différent vu la présence de l'organe stridulant chez *Tettigonia* (Fig. 39). Chez *Stauroderus biguttulus* L. le nerf alaire se partage, avant de pénétrer dans la base de l'aile, en nerf sous-costal, radio-médiano-cubital et anal. Le nerf sous-costal détache antérieurement, dans la base de sa nervure, une mince branche (*ramus costalis n. subcostalis*) qui correspond au nerf costal dans les ailes

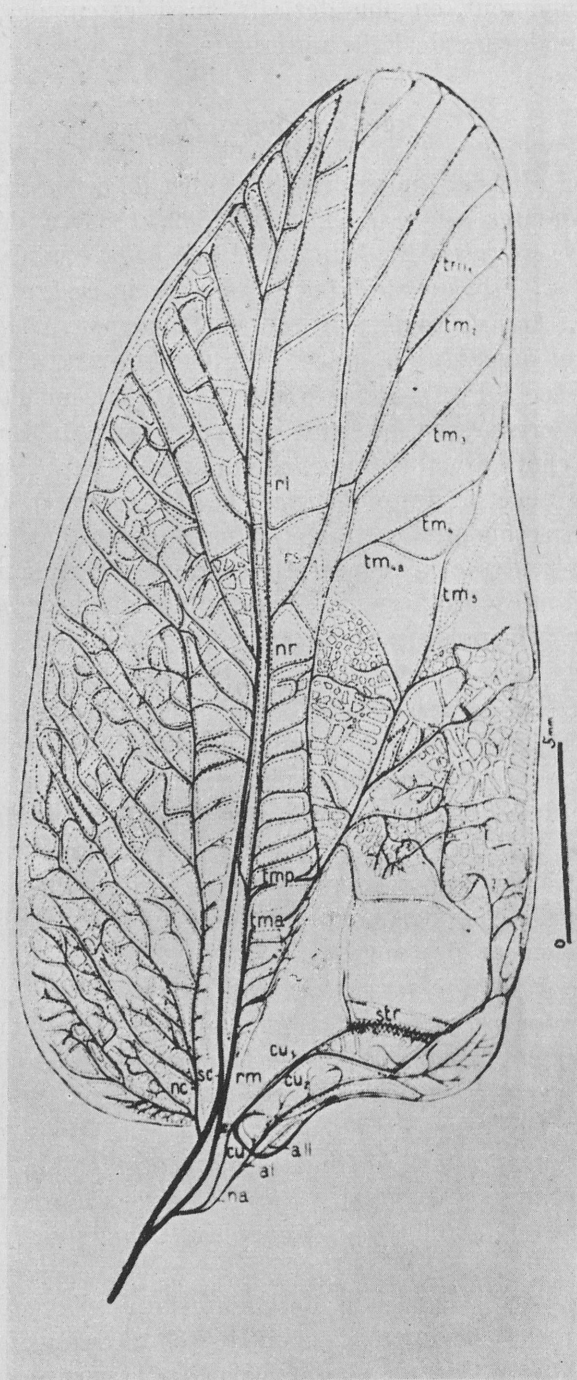


Fig. 39. *Tettigonia cantans* FÜSSL. Répartition des nerfs dans l'aile antérieure (d'après FUDALEWICZ-NIEMCZYK)

d'autres insectes et puis quelques *rami anteriores*. La dernière ramification est très grande et innerve principalement les cils, ressemblant à des soies du bord antérieur de l'aile. Cette ramification correspond au nerf sous-costal dans les ailes d'autres insectes. Le nerf sous-costal court dans la *v. Sc* et se termine après sa jonction avec le bord antérieur de l'aile.

Le nerf radio-médiano-cubital suit assez longtemps la nervure commune  $R + M + Cu$  sans donner au début aucune branche nerveuse. Ce n'est qu'à 1/4 de la distance de la base de l'aile qu'il donne antérieurement une première branche nerveuse, puis une seconde. Elles courent toutes les deux dans les nervures transverses qui unissent les nervures *R*, *M* et *Cu* et innervent de nombreux cils et les cupules. Un peu après le nerf commun se divise en nerf radial et nerf médiano-cubital.

Le nerf radial suit la *v. R* presque jusqu'au sommet de l'aile, sans ramifications, à l'exception d'une seule, distale. Il innerve en route des cils et de nombreuses cupules.

Le nerf médiano-cubital, par contre, pénètre latéralement (et non par sa base) dans la *v. M* et se partage à plusieurs reprises de sorte que, finalement, 6 nerfs se forment qui passent dans de nombreuses nervures de la partie distale de l'aile et innervent leurs cils et cupules.

Le nerf anal suit par la longueur entière de la *v. I A* en ne donnant qu'une seule ramification dirigée postérieurement et en innervant proximale-ment les cils et distalement les cupules de sa nervure.

Chez *Tettigonia cantans* FÜSSL. l'aile antérieure est innervée à l'aide des nerfs: costal, sous-costal, radial, sectorial, médianal, cubital et anal (Fig. 39). Contrairement à *Stauroderus biguttulus* L. apparaissent ici un nerf costal séparé et les nerfs sectorial, cubital<sub>1</sub> et cubital<sub>2</sub>. Le nerf baso-cubital manque par contre. Il y a 2 nerfs anaux, mais leur cours est entièrement différent par rapport à la présence du fenestrum stridulant. Avec les nerfs cubitaux ils innervent les très nombreux cils de la partie postérieure, basale de l'aile. Les nerfs costal et sous-costal, par contre, donnent de nombreuses ramifications sous forme de *rami anteriores* dans la direction du bord antérieur de l'aile et innervent la partie antérieure de l'aile.

L'aile postérieure présente les mêmes organes sensoriels, c'est à dire des cils et des cupules qui cependant apparaissent ici en nombre plus restreint.

Il y a un groupe sous-costal chez *Stauroderus biguttulus* L. et 3 groupes sous-costaux de cupules chez *Tettigonia cantans* FÜSSL., mais les groupes radiaux manquent.

Le parcours des nerfs dans les ailes postérieures des deux espèces en question est plus concordant (Fig. 38). Ici apparaissent les nerfs suivants: le nerf costal, sous-costal, radial, médianal et les nerfs anaux. Les différences consistent en la présence d'un nerf sectorial relativement bien développé chez *Tettigonia cantans* FÜSSL., très court chez *Stauroderus biguttulus* L. Chez cette dernière espèce, on voit, analogiquement à l'aile antérieure, le nerf *baso-cubitalis* et le nerf *cubitalis*, inexistant chez *Tettigonia cantans* FÜSSL. Les nerfs anaux sont,



pour la plupart, plus longs chez *Tettigonia*, sans atteindre toutefois le bord antérieur de l'aile. *Tettigonia* en a 7 et *Stauroderus* seulement 4. Ils innervent les cils peu nombreux des parties anale et jugale.

Dans le cadre du Super-ordre des *Orthopteroidea* on ne peut émettre jusqu'à présent aucunes conclusions phylogénétiques, les recherches devant être effectuées sur un nombre plus grand d'espèces.

### Super-ordre des *Dermapteroidea*

#### Ordre des *Dermaptera*

Dans cet ordre, ce n'est que *Forficula auricularia* L. (ZACWILICHOWSKI 1930) qui a été étudiée au point de vue de l'innervation des ailes. En fait d'organes sensoriels on peut y distinguer des cils à caractère de soies, des soies et de cupules sensorielles. Les cils proprement dits ne sont pas innervés chez cette espèce, on ne peut donc pas les considérer, de même que les cônes, comme des organes sensoriels. Les cils à caractère de soies sont une forme transitoire entre les cils proprement dits et les soies, ils sont innervés à l'aide de cellules nerveuses séparées, tandis que les soies sont desservies par des groupes de cellules. Les cils apparaissent ici en 3 types sur l'élytre entier et, en plus, en 2 groupements (dans la tégula alaire et dans la partie basale de l'aile entre *N I* et *N II*). Cependant le plus grand nombre des cils du type le plus petit peut être aperçu sur le bord antérieur de l'aile — l'épipleura.

Les soies sont aussi disséminées sur l'aile entière, mais en quantité beaucoup moindre.

Il y a encore moins de cupules, qui ne forment qu'un seul groupe sous-costal.

L'innervation de l'élytre est abondante. Les nerfs. à la suite d'une forte sclérotisation de l'aile ne courent pas dans les nervure (comme chez les *Coleoptera*). Le nerf alaire, avant de pénétrer dans la base de l'élytre donne une courte branche dans la tégula en innervant leur cils et se partage ensuite en 2 branches nerveuses principales, déterminées par ZACWILICHOWSKI (1930) comme *N I* et *N II* qui ne sont pas cependant les homologues des nerfs *I* et *II* des papillons, nommés ainsi par VOGEL (1911). Le nerf *I* pénètre dans la base de l'aile à une distance assez grande de son bord antérieur et se divise bientôt en 2 nerfs: le nerf marginal et le nerf sous-marginal. Ces deux nerfs détachent de leur base même un grand nombre de branches plus ou moins grandes qui s'arborescent en formant les axones centripètes des cellules neuro-sensorielles qui desservent les cils et les soies. L'épipleure est le plus abondamment innervé d'abord par les ramifications du nerf marginal et dans la partie distale, par les petites branches, toujours plus longues, du nerf sous-marginal. Toutes les ramifications se dirigent obliquement vers le sommet de l'aile. Le cours de ces 2 nerfs rappelle celui des nerfs costal et sous-costal chez *Tettigonia cantans* FÜSSL., où étaient aussi éloignés du bord antérieur de l'aile et envoient dans sa direction de nombreux *rami anteriores*, ZACWILICHOWSKI (1930) a introduit pour les

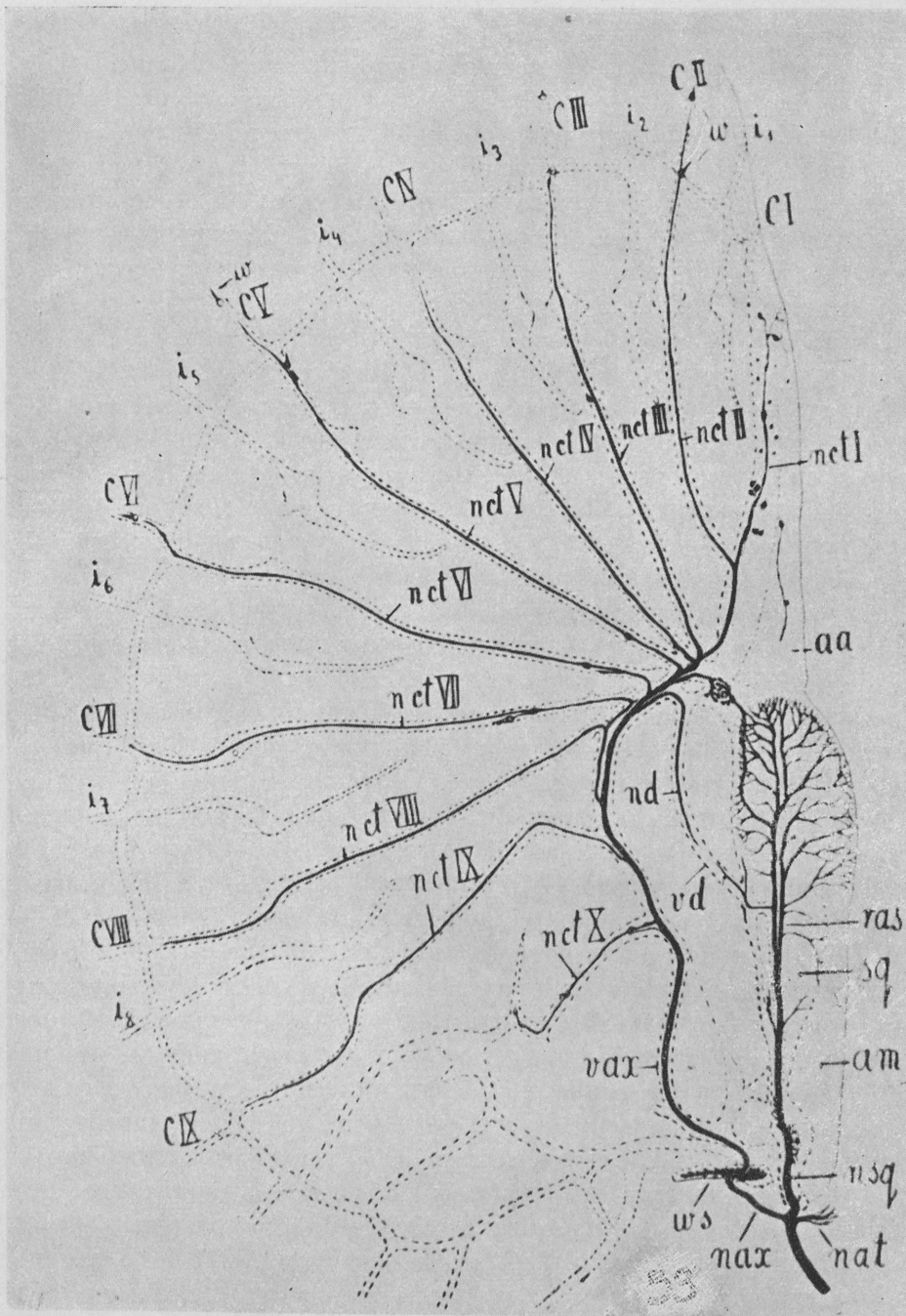


Fig. 40. *Forficula auricularia* L. Répartition des nerfs dans l'aile postérieure (d'après ZAĆWILICHOWSKI)

deux premiers nerfs de *Forficula auricularia* L. d'autres dénominations, vu qu'ils courent à travers l'aile en dehors des nervures.

*N II*, ayant pénétré dans la base de l'aile se partage en 2 branches homologues, dont chacune se divise ensuite en 2 ou 3 branches plus petites, de sorte que 5—6 nerfs longitudinaux se forment définitivement. Ces nerfs détachent plus ou moins obliquement de nombreuses petites branches nerveuses qui s'arborescent en formant les axones centripètes des cellules neuro-sensorielles qui innervent les cils et les soies. Les ramifications les plus nombreuses se voient dans la base de l'aile (elles desservent le second groupement de cils) et dans la partie apicale de l'aile qui est presque aussi abondamment innervée que l'épipleura. Le bord postérieur de l'aile est le moins innervé.

L'aile postérieure est membraneuse, pliée en temps de repos le long des nervures axillaires en éventail et deux fois en travers et cachée sous l'élytre (Fig. 40). Cependant, l'aile postérieure ne tient pas entièrement sous l'élytre. La partie qui en ressort est plus sclérifiée et porte le nom d'écaille (*squama* d'après ZACWILICHOWSKI). En relation avec une pareille structure de l'aile les organes sensoriels — cils sensoriels — sont disposés d'une manière très spécifique. Ils apparaissent seulement sur l'écaille, sur l'angle basal du champ apical (*area apicalis*), sur la *vena dividens*, sur les parties basales des nervures axillaires (*v. costulae* d'après ZACWILICHOWSKI) qui partent en forme d'éventail de la *v. dividens* et enfin avant et au-delà de la nervure transverse de 7 premières nervures axillaires. Le cours des nerfs est aussi singulier.

Le nerf alaire se partage encore avant la base de l'aile en 3 branches, la première, dirigée antérieurement est courte et innerve par ses ramifications les cils préalaires. C'est un cas unique de l'existence d'un nerf préalaire dans l'aile postérieure. Ce nerf apparaît dans l'aile antérieure de différents insectes. On pourrait supposer que c'est le *N I* proprement dit, réduit à l'état d'un nerf préalaire court à la suite d'une grande modification de l'aile.

La seconde branche correspondrait donc au *N II* de certains insectes, des Lépidoptères par exemple, pour lesquels VOGEL (1911) a employé cette terminologie des nerfs principaux. ZACWILICHOWSKI (1930) l'a nommé nerf *squamalis* vu qu'il entoure la *squama* durant son parcours entier en innervant ses organes sensoriels. Ce nerf se divise, à la moitié de la longueur de la *squama*, en 2 branches, la branche antérieure et la branche postérieure qui s'arborescent se terminent par les nombreuses cellules neuro-sensorielles qui envoient leurs axones centrifuges à de très nombreux et délicats cils. L'une de ces ramifications dépasse l'écaille et innerve les cils sensoriels de l'angle du champ apical.

La troisième branche du nerf alaire correspond au *N III* des Lépidoptères. C'est un nerf *axillaris*. Il pénètre dans la nervure anale (axillaire d'après ZACWILICHOWSKI) et innerve en donnant de nombreuses branches, à l'aide d'un petit nombre de cellules neuro-sensorielles, la partie restante de l'aile. Les branches détachées du *n. axillaris*, nommées *n. costulares* pénètrent dans toutes les nervures axillaires et les parcourent radialement au nombre de 10. Le secteur terminal du *n. axillaris* se dirige vers le groupe de cils sensoriels situés à la base



du champ apical, qu'il innerve du côté opposé à la ramification du nerf *squammalis posterior* en ne se joignant pas à lui. La partie de l'aile innervée par le *n. axillaris* et les *nervi costulares* se caractérise par une quantité minime d'organes sensoriels.

## Super-ordre des *Coleopteroidea*

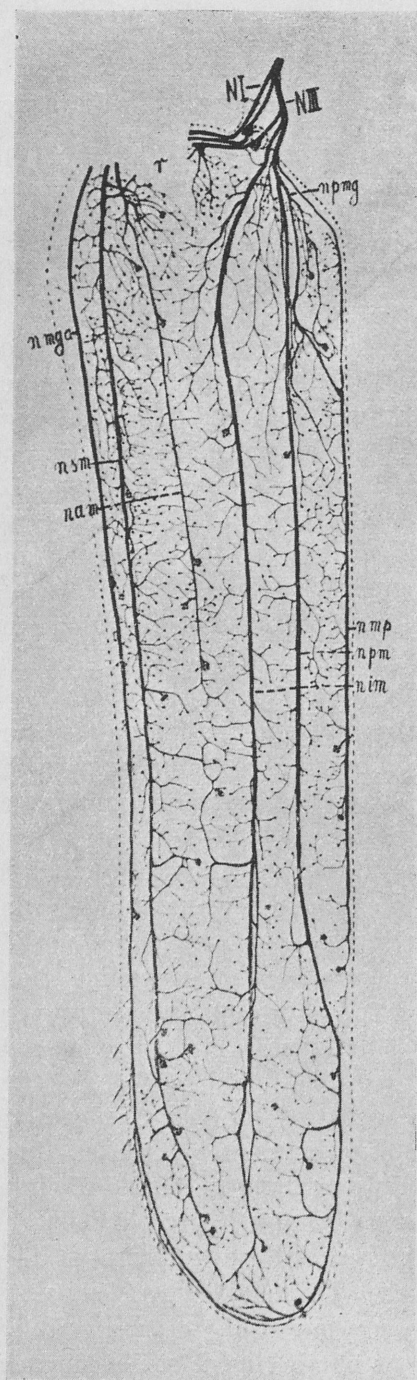
### Ordre des *Coleoptera*

Cet ordre a été étudié sous le rapport des organes sensoriels et de l'innervation des ailes par plusieurs auteurs. GRABER (1882, 1883) décrit les organes sensoriels des ailes des *Clytus detritus* L., *Lucanus cervus* L., *Dytiscus marginalis* L., HOLSTE (1910) et LEHR (1914) ont décrit fragmentairement le dytique (*Dytiscus marginalis* L.), ZAĆWILICHOWSKI (1930) décrit *Cantharis livida* L., *C. discoidea* AHR., *Rhagonycha fulva* SCOP., *Rhizotrogus solstitialis* L. et *Tenebrio molitor* L. En comparant ses espèces, on peut arriver à la conclusion que le parcours des nerfs dans les ailes est analogue.

En fait d'organes sensoriels, des cils, des soies, des cupules et des formations canaliculaires, recouvertes à la surface par une mince membrane („Porenkanäle“ ou „Membrankanäle“, d'après d'autres auteurs) apparaissent ici.

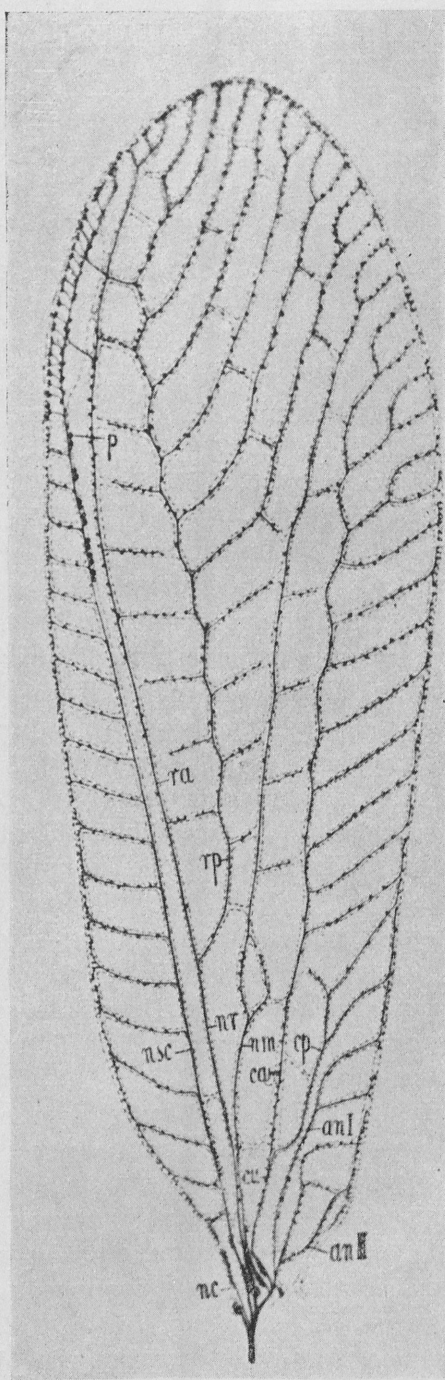
Les cils, très nombreux, sont disposés assez régulièrement sur toute la surface supérieure des ailes, tandis que les cupules, d'un nombre réduit, se groupent près du bord antérieur de l'élytre. Les soies sensorielles sont plus nombreuses surtout dans le voisinage du bord antérieur et postérieur de l'élytre. Les formations canaliculaires, par contre, sont groupées en grand nombre (100 environ) dans la partie antérieure de la base de l'aile. Les organes sus-mentionnés sont innervés, tandis que les autres — comme les cônes — ne démontrent pas de connexion avec les cellules nerveuses et ne peuvent être reconnus comme étant des organes sensoriels. Dans la base de l'élytre des Coléoptères se trouvent 3 organes chordotonaux, dont l'un est situé dans la *v. R*, et 2 en dehors de cette nervure.

L'innervation de l'élytre des Coléoptères est assez uniforme et caractéristique (Fig. 41). Le *nervus elytrae*, avant de pénétrer dans l'élytre, se divise en 3 parties, dont les deux premières s'introduisent dans la base de l'élytre comme les nerfs *marginalis anterior* et *submarginalis* (qui correspondent aux nerfs costal et sous-costal d'autres insectes), et la troisième se divise en 4—5 branches qui pénètrent séparément dans l'élytre. Ce sont les nerfs suivants: *n. antemedius*, *n. intermedius*, *n. postmedius*, *n. praemarginalis* et *n. marginalis posterior*. Toutes ces branches s'étendent presque parallèlement sur la longueur entière de l'aile, à l'exception du *n. praemarginalis* qui, dans la partie basale de l'élytre, s'arborise. Chez certains Coléoptères ce nerf manque. Tous les nerfs principaux donnent des ramifications petites et nombreuses qui continuent de se ramifier plus ou moins abondamment et innervent, à l'aide d'axones centrifuges les cils et les soies sensorielles.



41

Fig. 41. *Cantharis livida* L. Répartition des nerfs dans l'aile antérieure (d'après ZAĆWILICHOWSKI)



42

Fig. 42. *Chrysopa vulgaris* SCHNEID. L'innervation de l'aile antérieure (d'après ZAĆWILICHOWSKI)

En outre, le *n. submarginalis* innerve, après avoir pénétré dans l'élytre, un groupe de formations canaliculaires, le *n. antemedius* — 2 organes chordotonaux et le *n. intermedius* — 1 organe chordotonal.

Les nerfs principaux courtent jusqu'au sommet de l'aile, mais il n'y a jamais de jonction, d'anastomose, entre leurs secteurs terminaux.

En fait d'organes sensoriels, ce ne sont que les cils et les cupules qui apparaissent sur l'aile postérieure, membraneuses. Les cils sont proprement dits ou avec caractère de soies sensorielles (situés distalement). Les cils sont disposés principalement sur le bord antérieur de l'aile, sur la surface supérieure et inférieure; ils sont plus abondants à la base et peu nombreux dans la secteur terminal de la *v. R* entre la *v. C* et *v. Sc* et entre la *v. M* et *v. Cu*<sub>1</sub>. Les cupules sont disposées en groupes ou séparément. Un de ces groupes se trouve sur la surface inférieure. C'est le groupe sous-costal. Deux groupes se trouvent sur la surface supérieure de la nervure radiale, ce sont donc des groupes radiaux. Les cupules isolées sont situées en grand nombre (40—90), relativement à leur espèce, sur la *v. R*, distalement par rapport aux groupes, sur la *v. Cu* et dans la partie basale de la *v. C*.

Le cours des branches nerveuses sur l'ailes membraneuses est aussi très semblable dans les espèces de *Coleoptera* en question. Le nerf alaire (*n. alaris*), avant de pénétrer dans l'aile, se partage en deux branches. La première d'entre elles pénètre dans la nervure commune *Sc+R*, détache le nerf chordotonal I et donne de nombreuses fibrilles nerveuses qui atteignent le groupe sous-costal de cupules. Puis cette branche se partage en nerf *costo-subcostalis*, qui court dans la *v. Sc* dans la direction du bord de l'aile dont il innerve les organes sensoriels, et le nerf *radialis*, qui suit la *v. R* et innerve principalement les cupules et les cils peu nombreux. Ce nerf passe avec sa nervure dans la nervure costale, sans atteindre toutefois avec elle le sommet de l'aile.

La seconde branche principale du nerf alaire se partage aussi en deux nerfs, dont le premier est court et, ayant pénétré dans la base de l'aile se termine par un faisceau de cellules neuro-chordotonaux entre la *v. R* et la *v. Cu* qui forment l'organe chordotonal II. Le second nerf pénètre dans la *v. Cu*, détache le nerf chordotonal III et innerve comme nerf cubital les cils et les cupules de sa nervure (*Cu*). L'innervation de l'aile membraneuse est beaucoup moins abondante.

### Super-ordre der *Neuropteroidea* Ordre des *Planipennia* (*Neuroptera*)

Cet ordre a aussi été l'objet de nombreuses études. GRABER (1882, 1883) a décrit les organes sensoriels de l'aile postérieure de différentes espèces du genre *Chrysopa*, ERHARDT (1916) les a étudiés dans les ailes de *Chrysopa vulgaris* SCHNEID., *Ch. perla* L., *Osmylus chrysops* L. et *Ascalaphus* sp., ZACWILLICHOWSKI (1932) enfin a décrit les organes sensoriels et l'innervation des ailes chez 4 espèces du genre *Chrysopa* (*Ch. vulgaris* SCHNEID., *Ch. perla* L., *Ch. tri-*



color BRAU. et *Ch. septempunctata* WESM.) et il a constaté que tous possèdent les mêmes organes sensoriels et les mêmes nerfs longitudinaux.

D'entre les organes sensoriels ce sont les cils, les soies, les cupules et les organes chordotonaux qui se trouvent sur les deux surfaces de l'aile antérieure. Les cils représentent deux types. Les uns sont grands, épais, d'un brun foncé, les autres délicats, minces et petits. Ces derniers sont disposés sur la membrane entière, tandis que les premiers sont densément placés sur le bord antérieur de l'aile et seul un petit nombre d'entre eux se trouve sur d'autres nervures. Les cils fins sont toujours innervés, les cils épais ne démontrent pas fréquemment de jonction avec les nerfs.

Les cupules apparaissent en groupes ou séparément. En somme, il existe chez *Chrysopa* 6 groupes de cupules. — 3 groupes sous-costaux et 3 groupes radiaux. Les cupules isolées sont disséminées tant sur les nervures longitudinales que sur les nervures transverses du champ costal.

Les soies sensorielles sont très petites et de couleur claire, difficiles à apercevoir. Elles sont surtout disséminées sur le bord antérieur de l'aile et sur les nervures transverses du champ costal.

Les organes chordotonaux sont présents dans la base du bord antérieur de l'aile, comme organe radial proximal et organe radial distal, organe médianal, cubital et un organe préalaire — 5 organes en somme.

Le nerf alaire donne consécutivement, avant de pénétrer dans l'aile et sans compter le nerf chordotonal, 6 nerfs longitudinaux qui pénètrent dans les nervures correspondantes (Fig. 42). Ce sont: *n. costalis*, *n. subcostalis*, *n. radialis*, *n. medialis*, *n. cubitalis* et *n. analis*. Ensuite, les nerfs *radialis*, *cubitalis* et *analis* se divisent, de sorte qu'il y a un total 10 nerfs. Certains d'entre eux se terminent assez vite (*costalis*, *analis* I, II et III, *cubitalis posterior*) d'autres s'étendent à travers toute la longueur de l'aile en donnant en avant et en arrière de nombreuses ramifications (*n. subcostalis*, *radialis*, *sectorialis*, *medialis*, *cubitalis anterior*). Leurs ramifications terminales pénètrent dans la nervure costale et la nervure bordante et s'y terminent dichotomiquement. L'innervation des ailes de *Chrysopa* est très abondante et presque toutes les nervures, même les nervures transverses, contiennent des branches nerveuses. Même les organes sensoriels de la nervure bordante sont innervés, ce que l'on ne constate pas chez les insectes d'autres ordres, tels que les *Diptera* et les *Hymenoptera*. Les nerfs principaux et leurs ramifications innervent les 2 types de cils et les cupules séparées à l'aide de cellules neuro-sensorielles séparées, et les soies au moyen de groupes de cellules. Trois groupes de cupules sous-costaux sont innervés par le nerf sous-costal et 3 groupes radiaux par le nerf radial. Pareillement, les organes chordotonaux radiaux se joignent au nerf radial par des éléments nerveux, l'organe chordotonal médianal — au nerf médianal et l'organe cubital au nerf cubital.

Le nerf alaire donne encore postérieurement dans l'aile antérieure une petite branche qui ne pénètre pas dans l'aile mais qui innerve un groupe de cils du II-e type (ZAWARZIN 1912).

L'aile postérieure présente des conditions très semblables sous le rapport de l'innervation. D'entre les organes sensoriels, 2 types de cils, des soies, des cupules et des organes chordotonaux se trouvent ici. Les cils fins ne sont situés que proximale-ment. Les groupes de cupules sont représentés par 3 groupes sous-costaux et 3 groupes radiaux. Il y a 3 organes chordotonaux: l'organe radial, médianal et cubital qui prennent une position semblable à celle dans l'aile antérieure. L'organe chordotonale préalaire manque (de même que la tégula alaire).

Le nerf alaire donne 7 nerfs principaux, qui sont les suivants: *n. costalis*, *n. subcostalis*, *n. medialis*, *n. cubitalis*, *n. analis* I et II qui détache plus loin le *n. analis* III. Tous ces nerfs pénètrent dans leurs nervures, à l'exception du nerf costal et des nerfs anaux, ils se ramifient comme dans l'aile antérieure et approvisionnent les organes sensoriels cuticulaires et les organes chordotonaux en cellules neuro-sensorielles. Les secteurs terminaux des ramifications pénètrent dans la nervure bordante.

### Super-ordre der *Mecopteroidea*

#### Ordre des *Mecoptera*

Cet ordre ne fut étudié que par ZACWILICHOWSKI (1933) qui décrivit les organes sensoriels et l'innervation des ailes de trois espèces: *Panorpa germanica* L., *Panorpa communis* L. et *Aulops alpina* RAMB. Les organes sensoriels des ailes antérieures sont: les cils, les soies et les cupules.

Les cils sont disposés en grand nombre sur la surface inférieure et supérieure de l'aile, tant sur les nervures que sur la membrane alaire. Ils sont le plus nombreux sur le bord antérieur de l'aile. Les soies sensorielles s'étendent surtout sur le bord antérieur de l'aile et sur son sommet jusqu'à la jonction de la *v. M<sub>3</sub>*, ainsi que sur les nervures principales à l'exception des *v. Sc* et *M*. Elles sont situées pour la plupart sur la surface supérieure de l'aile. Les cupules sensorielles se trouvent en groupes à la base de l'aile et plus distalement si elles sont isolées. Il y a en somme chez les *Mecoptera* 4 groupes de cupules, dont 2 sous-costaux et 2 radiaux. Plusieurs cupules isolées paraissent sur presque toutes les nervures. Dans la partie basale il y a, en outre, 4 organes chordotonaux, déterminés. comme organe préalaire radial proximal, radial distal (ou prémedianal) et organe cubital. Ce dernier se détache du nerf *medio-cubitalis* et il est probable que l'on ne peut pas le considérer comme l'homologue du *n. cubitalis* des autres ordres d'insectes.

Le nerf alaire, ayant détaché le nerf chordotonal préalaire bien avant d'avoir pénétré dans la base de l'aile, se partage en 2 épaisses branches nerveuses et donne les ramifications suivantes: le nerf tégulaire, costal, sous-costal antérieur, sous-costal postérieur, qui sortent de la première branche et le nerf radial<sub>1</sub>, des nerfs sectoriaux II—V, médianaux I—IV, le nerf cubital antérieur et postérieur et des nerfs anaux I, II et III, sortant de la deuxième branche.





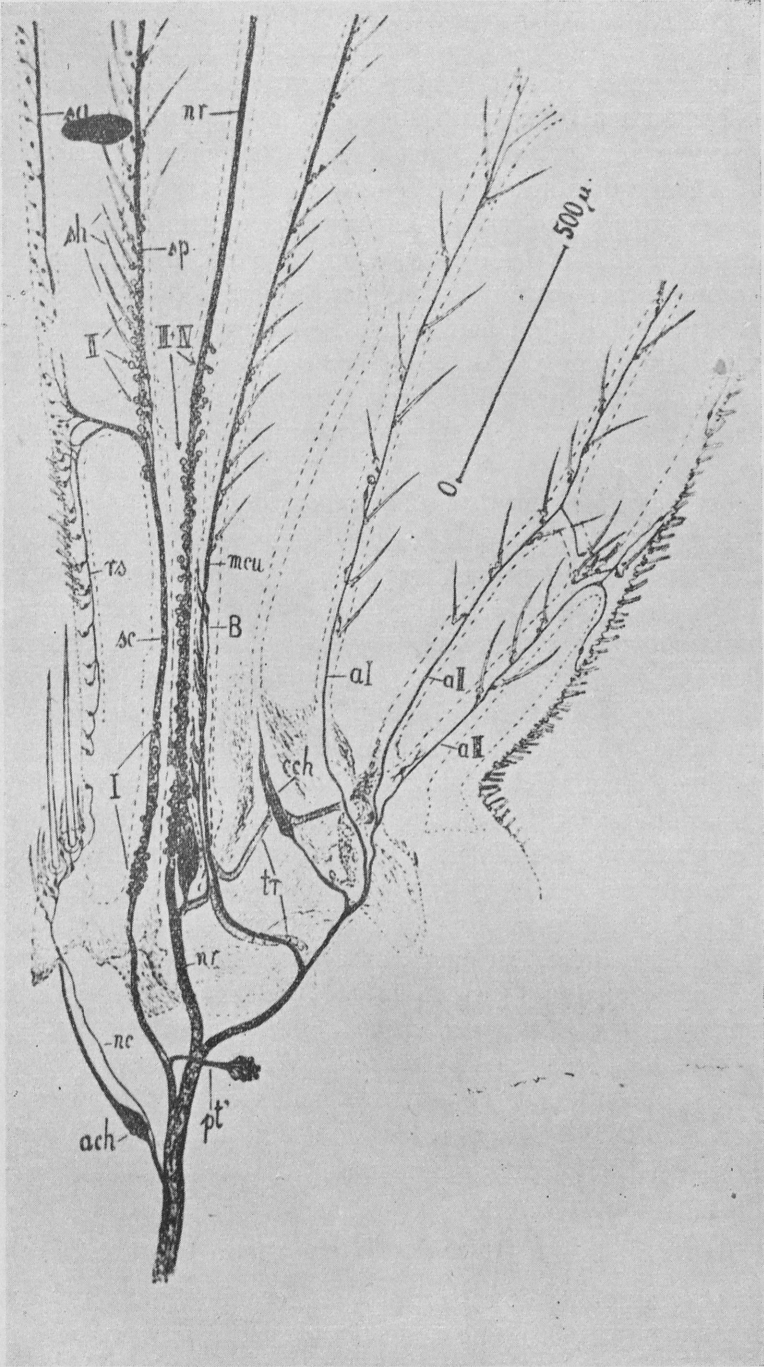


Fig. 44. *Panorpa communis* L. Les nerfs et les organes sensoriels à la base de l'aile postérieure (d'après ZACWILICHOWSKI)

Il y a donc au total de 18 branches nerveuses (Fig. 43). Toutes les branches, à l'exception du *n. tegularis* et du *n. costalis* courent dans leurs nervures à travers toute la longueur de l'aile et se terminent dichotomiquement près du bord antérieur, du sommet ou du bord postérieur de l'aile. Toutes les nervures principales contiennent donc pour ainsi dire leur „propre“ nerf, dont les nervures transverses sont privées, à peu d'exceptions près. Les nerfs susnommés desservent, à l'aide d'axones centrifuges des cellules neuro-sensorielles, les cils, les soies et les cupules isolées. Ils innervent en outre, dans la base de l'aile, les groupes de cupules et les organes chordotonaux. Ainsi, le nerf sous-costal innerve 2 groupes sous-costaux de cupules, le nerf radial — 2 groupes radiaux de cupules et, à l'aide d'un nerf court, 2 organes chordotonaux. Malgré que l'un d'eux soit situé sur la *v. M*, il est innervé par le nerf radial. Le troisième nerf chordotonal, se détache directement du nerf alaire à la place de la base de la *v. Cu*, qui est réduite. Le nerf téguilaire innerve les très nombreux cils de téguila.

L'aile postérieure présente sous le rapport de l'innervation et des organes sensoriels et de leur topographie des conditions ressemblant à celles de l'aile antérieure. Cette ressemblance est soulignée par la présence de l'organe chordotonal préalaire dans l'aile postérieure, ce qui est une singularité — par une topographie analogue des 3 organes chordotonaux suivants et la manière de leur innervation qui consiste en: a) le détachement de l'organe chordotonal préalaire à une grande distance de la base de l'aile, b) l'appartenance de l'organe chordotonal radial, situé dans les bornes de la *v. M*, au nerf radial et c) la détachement direct du nerf chordotonal cubital du nerf alaire, sans l'entremise du nerf cubital qui n'existe pas ici comme nerf indépendant.

Il y a cependant une différence entre l'aile antérieure et l'aile postérieure. Elle concerne le nerf costal qui dans l'aile postérieure commence dans le nerf chordotonal préalaire et non dans la première branche formée à la suite de la bifurcation du nerf alaire. En outre, ce nerf se termine dans la base de l'aile et innerve à peine quelques cils de la *v. C*. Le reste de la partie basale de la *v. C* est innervé par le *r. recurrens n. subcostalis*. Outre cela, les branches nerveuses se dirigent de la même façon que dans l'aile antérieure. Toutes les nervures principales contiennent des nerfs, tandis que les nervures transverses n'en ont pas, à l'exception de la *v. h* et de celles qui sont situées entre la *v. M* et *Cu<sub>1</sub>*, *v. Cu<sub>1</sub>* et *Cu<sub>2</sub>* et entre *v. Cu<sub>2</sub>* et *A I*.

### Ordre des *Trichoptera*

L'innervation des ailes de cet ordre a été reconnue grâce aux investigations de ZACWILICHOWSKI (1933) qui a décrit plusieurs espèces sous ce rapport. Ce sont: *Anabolia laevis* ZETT., quelques espèces des genres *Hydropsyche* PICT., *Rhyacophila* PICT., *Chaetopteryx* STEPH., et *Limnophilus* BURM.

On trouve sur l'aile antérieure des représentants de cet ordre des cils, des soies, des cupules et un organe chordotonal. Les cils sont représentés par 2 types,

les cils épais et les cils fins, comme chez *Chrysopa* (*Planipennes*). Les cils épais couvrent toute les nervures alaires ainsi que le bord antérieur de l'aile. Seuls les secteurs proximaux de la *v. Sc*, *R* et *M+Cu* en sont dépourvus. Les cils, en quantité moindre, se trouvent sur les nervures *M* et *Cu*.

Les soies sont situées sur le bord antérieur et le sommet de l'aile, sur la surface supérieure. Les premières commencent à paraître au-dessus de la jonction de la nervure humérale.

Les cupules paraissent séparément ou en groupes. Les cupules séparées sont disséminées sur de nombreuses nervures longitudinales. La position terminale des cupules, disposées en paires à la fin des nervures, est très caractéristique et rappelle les conditions existantes chez les Lépidoptères (et sur 1 des nervures des Diptères). Les groupes de cupules au nombre de 2 se trouvent dans la partie proximale de l'aile. Ce sont: le groupe sous-costal et le groupe radial, qui correspond aux deux groupes radiaux de *Panorpa* (*Mecoptera*).

Chez les *Trichoptera* deux organes chordotonaux sont présents en outre. Ils correspondent entièrement aux conditions existantes chez les *Mecoptera* par leur position et la manière de leur innervation. Il y a donc ici 2 organes chordotonaux radiaux et 1 organe cubital. Il existe cependant une certaine différence qui consiste en ce que, chez les *Trichoptera*, le second organe radial se divise en 2 parties, la partie proximale et la partie distale qui, toutes deux, se trouvent sur la *v. M* et qui, par la suite, peuvent porter le nom d'organes prémédianaux. L'organe cubital, lui aussi, se compose de 2 parties, mais il a été formé, très probablement, d'un organe qui ressemble à celui des *Mecoptera*. On n'a jamais trouvé d'organe chordotonal préalaire chez *Trichoptera*.

Le nerf alaire se divise, avant de pénétrer dans la base de l'aile, en 4 branches qui à la suite de partage subséquents donnent, dans la partie distale, 16 nerfs: *n. costalis*, *n. subcostalis*, *n. radialis* I—V, *n. medialis* I—III+IV, *n. cubitalis* I—II, *n. cubito-analis* et *n. analis* II—III. Ils se dirigent vers les bords de l'aile où ils fusionnent pour la plupart en formant un nerf qui court de la *v. Sc* à *Cu* II. Le nerf costal s'étend jusqu'à la jonction de la *v. Sc* avec le bord antérieur de l'aile. Le bord antérieur et le sommet de l'aile sont abondamment munis d'organe sensoriels et de cellules neuro-sensorielles qui les innervent, le bord postérieur en est dépourvu. Tous les nerfs donnent des terminaisons nerveuses aux organes sensoriels, tandis que, dans la base de l'aile, les nerfs sous-costal et radial innervent les groupes de cupules et les nerfs radial et cubital détachent les nerfs chordotonaux. *N. costalis* donne aussi, dans la base de l'aile, le *n. tegularis* qui innervé les cils de la tégula.

L'aile postérieur démontre des organes sensoriels qui ressemblent à ceux de l'aile antérieur. Ils apparaissent cependant en nombre inférieur, la plupart des cils et des soies se trouvent sur la surface inférieure de l'aile. Les soies occupent la partie distale de l'aile. Les groupes de cupules représentant 1 groupe sous-costal et 2 groupes radiaux se trouvent dans la partie proximale de l'aile. Les cupules séparées, par contre, sont disséminées sur toutes les nervures principales, mais elles se présentent en le plus grand nombre sur la surface inférieure



de la *v. Sc*. Les cupules terminales, disposées ici en paires, approvisionnent en organes sensoriels toutes les nervures principales, à l'exception des nervures anales.

La disposition des organes chordotonaux ressemble entièrement à celle de l'aile antérieure, mais l'organe chordotonal cubital possède un nerf indépendant, sortant directement du nerf alaire (comme chez les *Mecoptera*).

Toutes les nervures longitudinales de l'aile postérieure sont innervées par des nerfs correspondants qui portent les mêmes noms que ceux de l'aile antérieure. Il n'y a que le nerf cubito-anal qui manque — il est remplacé par le nerf anal I. Dans la partie jugale paraît en outre le nerf *lobularis*. Tous les nerfs, sauf les nerfs anaux et le nerf *lobularis*, atteignent les bords de l'aile ou son sommet où ils bifurquent et se joignent dichotomiquement, en formant le nerf bordant qui donne des cellules nerveuses aux très nombreux cils et soies.

L'ordre des *Mecoptera* possède un grand nombre de caractères communs avec l'ordre des *Trichoptera*, s'il s'agit d'organes sensoriels. Les plus importants d'entre eux sont les suivants: A. dans les deux paires d'ailes: 1) la position des groupes radiaux de cupules, 2) la position des organes chordotonaux, surtout des organes prémédianaux, 3) la manière d'innervation de la *v. Cu*, 4) le manque de l'organe chordotonal joint au nerf *medio-cubitalis*; B. dans l'aile antérieure: 5) l'existence d'un nerf chordotonal indépendant desservant l'organe cubital, 6) le manque d'un nerf cubital indépendant.

Les Planipennes, Mecoptères et Trichoptères ont aussi plusieurs caractères communs: la présence d'un organe chordotonal sur les nervures *R*, *M* et *Cu*, un relativement grand nombre de cupules sur la *v. Sc*, qui sont concentrées en groupes soit disséminées séparément, la présence de branches nerveuses dans toutes les nervures longitudinales tant dans l'aile antérieure que dans l'aile postérieure et, finalement, la présence de cils fins chez les Planipennes et les Trichoptères. La question de la parenté de ces deux ordres sera abordée dans les pages 457 et 458.

Vu que les ordres des *Mecoptera* et des *Trichoptera* démontrent des caractères communs avec ceux des *Lepidoptera*, toutes les remarques phylogénétiques seront présentées après la description de l'innervation des ailes de cet ordre.

### Ordre des *Lepidoptera*

Cet ordre est peut-être le mieux connu d'entre tous les ordres des insectes en question, décrits sous le rapport de l'innervation et des organes sensoriels des ailes, grâce aux études de GRABER (1882, 1883), GÜNTHER (1900), FREILING (1909), VOGEL (1911, 1912), PRÜFFER (1927, 1929, 1932), RACIEŃKA (1928) et ZAĆWILICHOWSKI (1930). GRABER (1882, 1883) a décrit les cupules dans les ailes de *Bombyx mori* L., GÜNTHER (1900) — les organes sensoriels et les éléments nerveux chez *Macroglossa bombyliiformis* L., *Saturnia pavonia* L., *Vanessa polychloros* L., *Pieris napi* L., *Spilosoma urticae* ESP. et *Dasychira pud-*

*bunda* L. et FREILING (1909) chez *Danaïs* et *Euploea aesela*. VOGEL (1911, 1912) a dépeint les organes sensoriels et l'innervation des ailes de *Hyponomeuta padella* L., *Epinephele jurtina* L., *Aphantopus hyperanthus* L., *Coenonympha* sp., *Melanargia galathea* L., *Chimabacche jagella* F., *Cheimatobia brumata* L. et *Lycæna icarus* ROTT. PRÜFFER (1927, 1929, 1932) a décrit les organes sensoriels et l'innervation des ailes de *Eudia spini* L., *Eudia pavonia* L., *Saturnia pyri* L. et *Operophthea brumata* L. et, en plus l'innervation du frenulum dans 6 espèces de Lépidoptères: *Caradrina morpheus* HUFN., *Leucania putrescens* HB., *Diloba coeruleocephala* L., *Plusia gamma* L., *Phragmatobia fuliginosa* L. et *Lymantria dispar* L. RACIEŃKA (1929) a étudié l'innervation des ailes des *Rhopalocera* en se basant sur les espèces suivantes: *Papilio machaon* L., *Pieris brassicae* L. et *Araschnia laevana* L. et ZAĆWILICHOWSKI (1930) — celle des *Phragmatobia fuliginosa* L. et *Arctia caja* L.

On peut constater, en s'appuyant sur les études de ces auteurs, l'existence des organes sensoriels suivants sur les ailes des Lépidoptères: cils, écailles à caractère de cils, soies, cupules et organes chordotonaux. Les cils et les écailles sont situés sur le bord antérieur et le sommet de l'aile et sur toutes les nervures, les soies par contre, seulement sur le bord antérieur de l'aile. Les cupules peuvent être rassemblées en groupes ou disséminées séparément, comme chez les autres ordres d'insectes. Il y a 3 groupes de cupules: 1 groupe sous-costal et 2 groupes radiaux. Les cupules isolées, à l'exception de celles qui sont disséminées sur les nervures longitudinales, sont situées terminalement, par 2 ou 3, sur les nervures, ce qui ressemble aux conditions existantes chez les *Mecoptera* et *Trichoptera*.

Les organes chordotonaux sont placés dans la base de l'aile. VOGEL (1911) note, chez *Hyponomeuta padella* L., 4 organes chordotonaux, dont 3 sont innervés par le N II et un par le N III. Dans les espèces étudiées par lui, ZAĆWILICHOWSKI (1930) décrit 3 organes chordotonaux liés au N II et 1 organe innervé par le nerf chordotonal détaché par le N III. Cependant, cet organe est très faiblement développé chez *Phragmatobia fuliginosa* L.

Le schéma de l'innervation des ailes des *Lepidoptera* a été présenté par VOGEL (1911), et PRÜFFER (1927), RACIEŃKA (1928) et ZAĆWILICHOWSKI (1930) se sont basés sur sa terminologie. Le nerf alaire se divise, avant de pénétrer dans la base de l'aile, en 3 branches déterminées comme le N I, N II et N III, qui pénètrent séparément dans cette base (Fig. 45). N I, ayant innervé le groupe sous-costal de cupules, se partage en *n. costalis* et *n. subcostalis*. N II, la branche la plus épaisse, ayant donné le nerf chordotonal I, innerve les groupes radiaux de cupules et se divise ensuite en *n. radio-medialis* et *n. medio-cubitalis*, dont le premier donne, par suite de ramifications, 5 nerfs et le second 3 nerfs. Toutes les branches nerveuses ainsi formées courent dans des nervures correspondantes jusqu'au sommet de l'aile et innervent les cils, les écailles, les soies et les cupules isolées. Le N III, le plus mince des trois, après avoir donné le nerf chordotonal II, se partage en 2 branches qui innervent les cupules isolées et les cils ou les écailles.

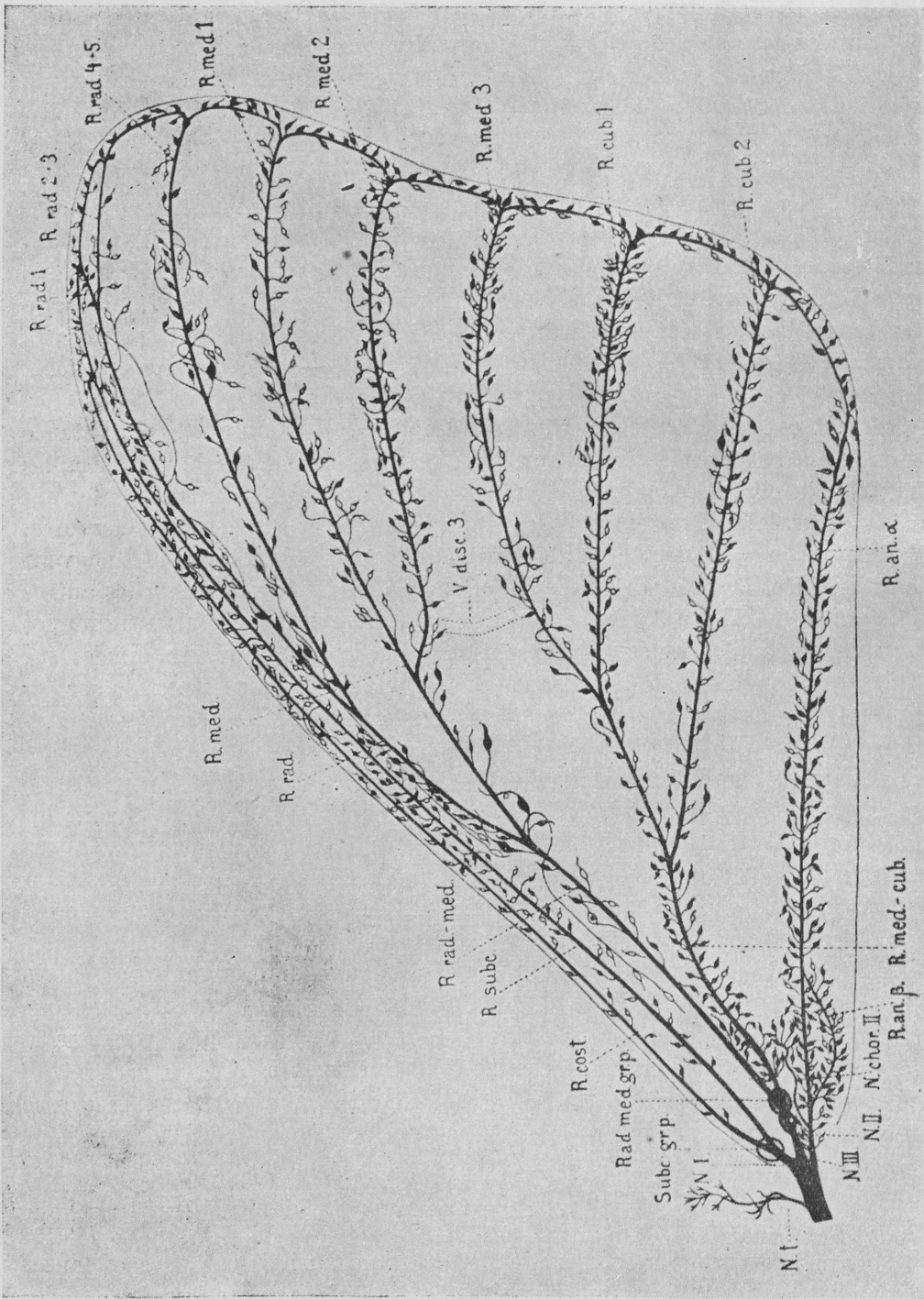


Fig. 45. *Saturnia pyri* L. L'innervation de l'aile antérieure (d'après PRÜFFER)



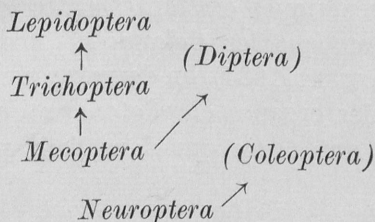
Les secteurs terminaux des nerfs principaux s'anastomosent d'habitude entre eux dans la nervure bordante de sorte que le nerf suit sans interruption le bord antérieur et le sommet de l'aile.

Les organes sensoriels cuticulaires de l'aile postérieure ressemblent à ceux de l'aile antérieure. 3 groupes de cupules approvisionnent la *v. R* en organes sensoriels. Il y a 3 organes chordotonaux, dont 2 appartiennent au *N II* et un — au *N III*.

Le nerf alaire postérieur se divise aussi en 3 branches, le *N I*, *N II* et *N III*, avant de pénétrer dans l'aile. *N I* se divise en les nerfs *costalis* et *subcostalis*. Il existe encore ici le nerf *frenularis* qui part du nerf *costalis* et innerve les organes sensoriels du *frenulum*. *N II*, plusieurs fois plus épais que *N I*, donne le nerf chordotonal I et innerve 3 groupes de cupules radiaux. Il se partage ensuite, de même, en 2 branches, le *n. radio-medialis* et le *n. medio-cubitalis*. La première branche, à la suite d'une nouvelle ramification, donne 2 nerfs et la seconde — 4 nerfs. *N III*, après avoir pénétré dans la base de l'aile, donne le nerf chordotonal II et se divise en 2 branches, le *n. analis anterior* et le *n. analis posterior*, fort réduit. Toutes ces branches nerveuses, à l'exception des nerfs *costalis* et *analis posterior*, arrivent jusqu'au bord du sommet de l'aile et ne s'anastomosent qu'exceptionnellement.

En décrivant l'ordre précédent j'ai noté les ressemblances entre les ordres des *Mecoptera*, *Trichoptera* et *Neuroptera*. Les *Trichoptera* ont aussi certains caractères communs avec les *Lepidoptera*. Ils concernent: 1) la localisation sous-costale du groupe de cupules qui est toujours séparé, 2) la présence et la spécificité de la disposition des cupules terminales isolées et 3) le manque de l'organe chordotonal préalaire.

En ce basant sur ces faits ZACWILICHOWSKI (1934) a élaboré les relations de parenté entre ces ordres d'insectes d'après le schéma:



D'après ZACWILICHOWSKI (1934), les *Neuroptera*, *Mecoptera*, *Trichoptera* et *Lepidoptera* démontrent en ligne droite un développement phylogénétique graduel du système nerveux périphérique des ailes. Les *Coleoptera* provenant des *Neuroptera* et les *Diptera* qui descendent des *Mecoptera*, doivent être considérés comme des lignes latérales.

Malgré une indication, dans le texte, que les *Neuroptera* ont donné en ligne droite les *Mecoptera*, ce fait n'est pas démontré dans le schéma.

Il me semble que la dérivation des relations de parenté entre les *Neuroptera* et les *Mecopteroidea* est trop audacieuse, vu que le nombre relativement

élevé de cupules sur la *v. Sc* apparaît aussi dans d'autres groupes d'insectes, la présence de branches nerveuses dans toutes les nervures longitudinales est aussi un signe distinctif des *Dictyoptera*, *Plecoptera* et des *Saltatoria* et que, finalement, les cils fins ne sont pas uniquement la caractéristique des *Neuroptera* et des *Trichoptera* car, comme le souligne ZACWILICHOWSKI (1936) lui-même, on les rencontre chez les représentants des *Homoptera*. Ces 3 critères ne peuvent donc pas constituer une preuve de la parenté des ordres en question. Ce n'est que la topographie des organes chordotonaux qui démontre une grande ressemblance et c'est ce critérium qu'il faut prendre en considération. Cela pourrait résulter du fait que les super-ordres: *Neuropteroidea* et *Mecopteroidea* sont des descendants des insectes holométaboles les plus anciens (JEANNEL 1949) et que, avec 3 autres super-ordres, ils appartiennent à une section des *Oligoneuroptera*. Les entomologistes unissaient autrefois les *Neuroptera* et les *Mecoptera* dans un seul groupe, les *Panorpata* (LATREILLE 1802). Cependant, des recherches paléontologiques entreprises par HANDLIRSCH (1901) et surtout celles de TILLYARD (1935), ont amené la division de ce groupe en 2 groupes séparés et les *Mecoptera* furent reconnus comme étant en quelque sorte le groupe central des insectes holométaboles. ZACWILICHOWSKI dans son manuel „Zarys entomologii“ (Précis d'entomologie), une dizaine d'années plus tard, place les *Planipennia* dans le super-ordre des *Panorpoidea* et non des *Mecopteroidea*.

Un nombre trop restreint de représentants du super-ordre des *Neuropteroidea* ayant été étudiés jusqu'à présent sous le rapport de l'innervation des ailes, il serait difficile d'arriver à des conclusions phylogénétiques. Il faudrait, pour obtenir un tableau précis de la formation du système nerveux des ailes, étudier les représentants des 2 autres ordres et un plus grand nombre de représentants de l'ordre des Planipennes. Super-ordre *Mecopteroidea* a été étudié en nombre suffisant, et l'innervation et les organes sensoriels des ailes confirment pleinement les relations phylogénétiques existantes entre ses ordres.

S'il s'agit de démontrer que les *Coleoptera* proviennent des *Neuroptera*, comme l'a fait ZACWILICHOWSKI (1934), on devrait reconnaître comme argument principal la topographie des organes chordotonaux qui est la même pour ces 2 ordres, tant dans l'aile antérieure que dans l'aile postérieure.

### Ordre des *Diptera*

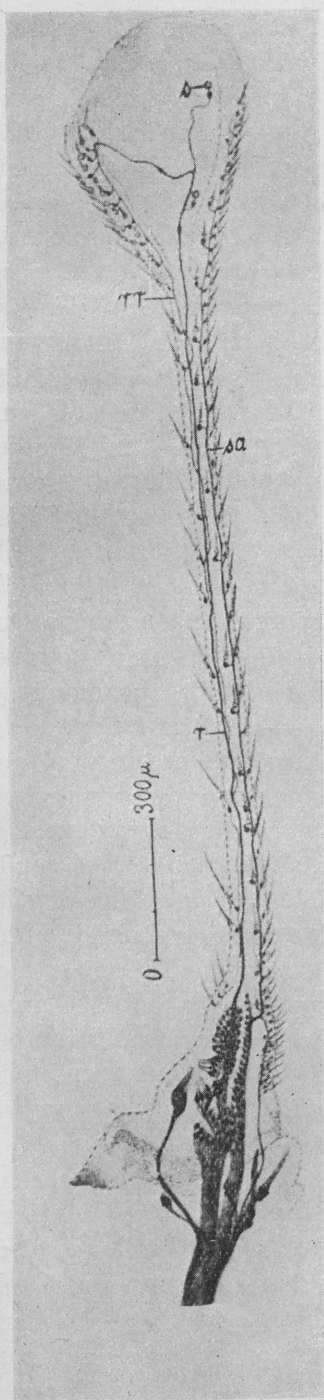
Cet ordre occupe la seconde place (après les *Lepidoptera*) sous le rapport des connaissances acquises concernant l'innervation et les organes sensoriels des ailes. Au début les balanciers ont suscité le plus d'intérêt, puis ce fut le tour des ailes. Les organes sensoriels des balanciers ont été étudiés par: HICKS (1857) chez les *Tipula*, *Rhingia*, *Tabanus*, *Musca*, *Hippobosca*; LOEW (1858) chez *Merodon*, *Volucella*; LEYDIG (1860) chez *Eristalis*, *Calliphora*, *Scatophaga*, *Musca*; LOWNE (1890) chez *Calliphora*; GRABER (1882) chez les *Tipulidae*, *Simuliidae*, *Eristalis*, *Tabanus*, *Leptis*, *Musca*; LEE (1885) chez *Calliphora vomitoria* L.;

WEINLAND (1891) chez *Tipula ochracea* MEIG., *T. oleracea* L., *T. lateralis* MEIG., *T. vernalis* MEIG., *T. paludosa* MEIG., *Pachyrhina pratensis* L., *Rhyphus fenestralis* SCOP., *Culex pipiens* L., *Bibio marci* L., *Leptis scolopacea* L., *L. vitripennis* MEIG., *Tabanus bovinus* L., *T. tergestinus* EGGER, *Laphria gilva* L., *Asilus germanicus* L., *A. pallipes* MEIG., *Dioctria rufipes* DEG., *Empis tessellata* FABR. var. *livida* FABR., *E. argyreata* EGG., *Chrysotoxum vernale* LOEW, *Syrphus ribesii* L., *Eristalis tenax* L., *Sarcophaga carnaria* L., *Calliphora erythrocephala* MEIG., *Musca domestica* L., *Leria serrata* L., *Hippobosca equina* L. et *Anapera pallida* MEIG.; PFLUGSTEAD (1912) chez *Sarcophaga carnaria* L., *Calliphora erythrocephala* MEIG., *Syrphus balteatus* GEER et *Eristalis tenax* L., HERTWECK (1931) chez *Drosophila melanogaster* MEIG.; ZAĆWILICHOWSKI (1934) chez *Tipula paludosa* MEIG. Ces auteurs ont décrit soit des organes sensoriels séparés, soit tous les organes existant sur le balancier et son innervation. Les nombreuses cupules, situées dans la partie basale du balancier auxquelles différentes fonctions furent attribuées, attirèrent surtout l'attention. ZAĆWILICHOWSKI (1934) a établi en outre l'homologie de l'innervation et des organes sensoriels de l'aile antérieure et du balancier chez *Tipula paludosa* MEIG.

D'après les énonciations des auteurs mentionnés ci-dessus l'on trouve, sur le balancier, les organes sensoriels suivants: les cils, les cupules et les organes chordotonaux (Fig. 46). Les deux types des cils sont situés le plus abondamment dans la partie basale (*scabellum*) — sur le pédicelle — en quantité moindre. Les cupules („Papillen“) paraissent, pour la plupart, en groupes, malgré que plusieurs d'entre elles soient situées séparément. Il y a 6 groupes de cupules dans la partie basale du balancier. Ce sont: 2 groupes sur la surface inférieure, qui correspondent au groupe sous-costal proximal et distal, 1 groupe situé sur la surface supérieure de la nervure sous-costal, qui porte le nom de groupe supplémentaire et correspond aux 4—5 cupules séparées de la *v. Sc* de l'aile antérieure dont ils proviennent et, finalement, 3 groupes se trouvant sur la surface supérieure du balancier, qui correspond aux 3 groupes radiaux de l'aile antérieure. *Tipula paludosa* MEIG. n'a que 2 groupes radiaux de cupules. 3 groupes sous-costaux sont innervés par le nerf antérieur (sous-costal) et 2 ou 3 groupes radiaux qu'innerve le nerf postérieur (radial). Les cupules isolées se trouvent sur le pédicelle.

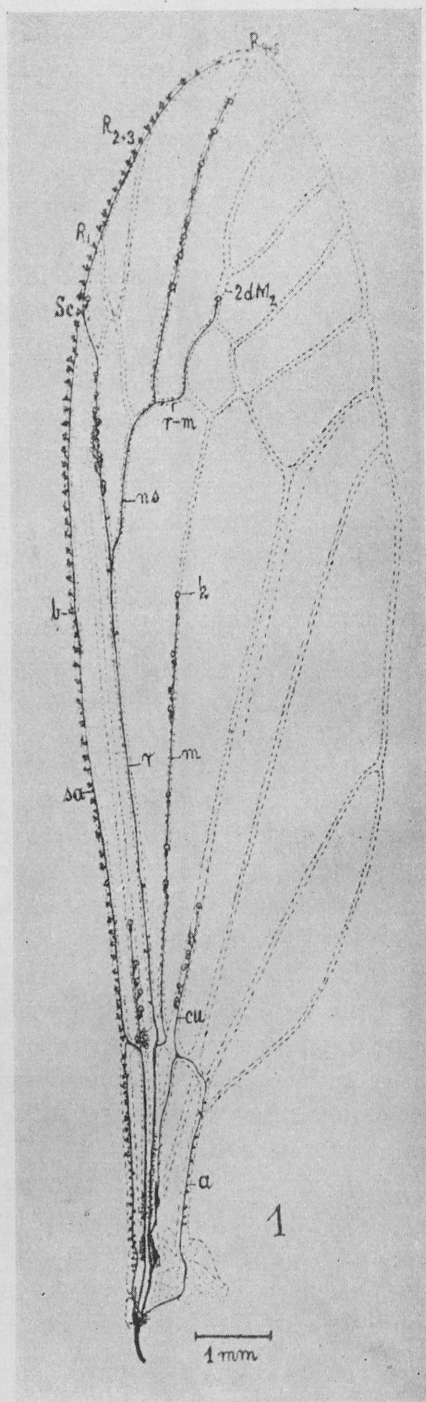
Les organes chordotonaux paraissent au nombre de 2, l'organe grand et l'organe petit, dans le balancier des différentes espèces de Diptères qui ont été étudiées. ZAĆWILICHOWSKI (1934) seul a démontré, chez *Tipula paludosa* MEIG., encore 4 organes chordotonaux, en plus des 2 mentionnés plus haut, dont les 2 premiers correspondent aux organes préalaires, présents dans l'aile antérieure de nombreux insectes. Ils sont associés au premier nerf qui part du nerf halteralis, donc l'homologue du nerf costal. Des 4 organes suivants, l'un correspond à l'organe radial, l'autre à l'organe cubital. Les 2 derniers organes correspondent probablement à l'organe chordotonal médianal et à l'organe prémédianal d'autres insectes. Les 4 nerfs des organes chordotonaux sont associés au nerf radial.





46

Fig. 46. *Tipula paludosa* MEIG. Les nerfs et les organes sensoriels du balancier (d'après ZAĆWILICHOWSKI)



47

Fig. 47. *Tipula paludosa* MEIG. Répartition des nerfs dans l'aile (d'après ZAĆWILICHOWSKI)

ZAĆWILICHOWSKI (1934) a décrit le plus exactement le parcours des nerfs dans le balancier de *Tipula paludosa* MEIG. (Fig. 46). Le nerf nommé *n. halterotegularis* se divise, avant de pénétrer dans la base du balancier en 4 branches qui se ramifient durant leur parcours. Les deux nerfs marginaux sont minces et les 2 nerfs médiaux sont épais. La première branche, après avoir donné le nerf chordotonal qui innerve les 2 organes chordotonaux correspondants aux organes préalaires, se transforme en nerf costal lequel se termine dans la partie basale du balancier. La branche suivante (*n. subcostalis*) pénètre dans la base du balancier et ayant donné des fibres nerveuses, avec des cellules nerveuses, aux 3 groupes sous-costaux de cupules, se divise, après avoir passé par la nervure humérale, en 2 parties: l'une se dirige vers la base du balancier, l'autre passe distalement le long du bord antérieur du balancier et innerve les cils qui s'y trouvent. Elle atteint, comme *n. subcostalis anterior*, la partie distale du pédicelle. Le *n. subcostalis posterior* est court (comme dans l'aile antérieure). La troisième branche forme le nerf radial et correspond au nerf du même nom dans l'aile antérieure. Ce nerf dessert successivement le groupe proximal de cupules radiales, les organes: chordotonal radial, médianal et prémédianal, le groupe distal de cupules radiales et court ensuite presque à travers le centre du pédicelle jusqu'à la partie distale où il innerve des cupules isolées et des cils sensoriels. La quatrième branche est courte et innerve seulement l'organe chordotonal cubital. Cette branche correspond donc au nerf cubital de l'aile antérieure.

Il résulte des observations énumérées ci-dessus que la disposition et le parcours des nerfs, la topographie des organes chordotonaux, des groupes de cupules et même des cils, ainsi que la manière de leur innervation permettent d'entreprendre l'homologie de l'aile antérieure avec le balancier, duquel on sait, depuis 1823, grâce à l'ouvrage de CHABRIER, qu'il est une aile postérieure transformée. Ceci est confirmé par les recherches paléontologiques de TILLYARD (1937) que les espèces à quatre ailes, du genre des *Permotipula*, sont les ancêtres des *Diptera*.

Plusieurs auteurs, comme HICKS (1857), WEINLAND (1891), GRABER (1882, 1883), NOE (1905), ERHARDT (1916), HERTWECK (1931), ZAĆWILICHOWSKI (1930), GRZYBOWSKA (1957) et FUDALEWICZ-NIEMCZYK (dans la première partie de cet ouvrage) se sont occupés de l'innervation des organes sensoriels de l'aile antérieure. Les cinq premiers de ces auteurs n'ont décrit que les organes sensoriels, les quatre suivants ont étudié, à côté des organes sensoriels, le parcours des nerfs. Grâce à eux, les espèces suivantes ont été plus ou moins exactement connues: *Tipula gigantea* SCHRŃK., *T. paludosa* MEIG., *Sciara thomae* L., *Bibio hortulanus* L., *Tabanus bovinus* L., *Silvius vituli* FABR., *Systoechus sulphureus* MIK., *Coenomyia ferruginea* SCOP., *Hoplodonta viridula* F., *Asilus rufinervis* MEIG., *Dryomyza* sp., *Empis tessellata* FABR., *Eristalis florens*, *E. tenax* L., *Merosodon clavipes* FABR., *Cheilosia pulchriceps* LW., *Syrphoctonus pipiens* L., *Drosophila melanogaster* MEIG., *D. fenestralis* FALL., *Ornithomyia biloba* DUFOUR, *Oxypterus pallidum* LEACH, *Hylemyia antiqua* MEIG., *Fannia canicularis* DEG., *Pegomyia*

*betae* CURTIS, *Chortophila brassicae* BOUCHÉ, *Musca domestica* L., *Calliphora vicina* ROB.-DESV. et *Lucilia sericata* MEIG.

Dans l'aile des Diptères on peut reconnaître parmi les organes sensoriels: les cils proprement dits ou les cils à caractère des soies, les soies, les cupules, les cônes, les écailles et les organes chordotonaux. Les cils de plusieurs types se trouvent surtout sur le bord antérieur de l'aile et, en petite quantité, seulement sur le bord antérieur de l'aile, et elles manquent à la base de l'aile. Les cupules sont distribuées en groupes à la base de l'aile et disséminées séparément plus distalement. Trois groupes sous-costaux et 3 ou 4 groupes radiaux se trouvent dans la base. Dans des familles inférieures il y a moins de groupes radiaux (3) et plus dans les familles supérieures (4). Les cupules isolées sont disposées sur des nervures longitudinales plus nombreuses dans les familles supérieures (sur 3 nervures seulement) (Fig. 30). Les organes chordotonaux apparaissent d'habitude au nombre de 2: l'organe préalaire et l'organe radial. Ce n'est que chez *Tipula paludosa* MEIG. qu'apparaît en outre un organe chordotonal cubital, et chez *Aedes aegypti* L. — un organe situé d'une manière qui ressemble à la position de l'organe cubital, mais innervé par le nerf radial (Fig. 4). Il est indubitable que cette manière d'innervation a été causée par l'atrophie du nerf cubital dans l'aile des Diptères. On pourrait donc supposer que l'organe radial distal chez *Aedes aegypti* L. est l'homologue de l'organe cubital des autres insectes.

Le parcours des nerfs est en général pareil chez tous les représentants des Diptères, à l'exception de *Tipula paludosa* MEIG. Vu que cette question a déjà discutée dans le présent ouvrage à la page 392 je n'y reviendrai pas. Chez la plupart des Diptères, le nerf alaire se partage en nerf tégulaire, costal, sous-costal et radial et l'un ou les deux derniers nerfs se partagent une fois encore. Finalement, l'aile antérieure des Diptères est parcourue par 5 ou 6 nerfs principaux (5 pour la plupart). Il faudrait souligner l'absence des nerfs médianal, cubital et anal, à l'exception des ailes de *Tipula paludosa* MEIG., dans lesquelles ces nerfs sont bien développés.

### Super-ordre des *Hymenopteroidea* Ordre des *Hymenoptera*

Cet ordre était l'objet des recherches de plusieurs auteurs. GRABER (1882, 1883) trouva, dans les ailes de *Selandria serva* FABR. et *Andrena* sp. des groupes de cupules, ERHARDT (1916) décrivit les organes sensoriels et l'innervation des ailes chez *Vespa rufa* L. et *V. pilosella*, ZAĆWILICHOWSKI (1933) — les organes sensoriels et l'innervation des ailes chez *Apis mellifica* L. et ZAĆWILICHOWSKA (1953) — chez *Allantus arcuatus* FORST. et *Rhogogaster viridis* L.

Les cils, les cupules et les organes chordotonaux sont les organes sensoriels de l'aile antérieure. Les soies, si fréquentes dans d'autres groupes d'insectes, manquent chez les *Hymenoptera*. Des cils de différente longueur re-



couvrent la tégula, la pièce précostale et costale, les nervures et la membrane alaire dans le voisinage immédiat des nervures. Il est vrai que tous n'ont pas de contact avec les nerfs longitudinaux, mais ceux qui l'ont sont innervés à l'aide de cellules neuro-sensorielles bipolaires et séparées. Les cupules sensorielles sont pour la plupart assemblés en groupes, mais se trouvent aussi séparément sur différentes nervures. Dans l'ordre des *Hymenoptera* 3 groupes de cupules sous-costaux existent (le premier d'entre eux contenant de très nombreuses cupules (300—400) chez *Apis mellifica* L., tandis que *Allantus arcuatus* L. et *Rhogogaster viridis* L. n'en a que 70) et 1 groupe radial de cupules. *Apis mellifica* L. possède en outre encore 2 groupes radiaux, situés d'une façon qui n'est pas typique, au-delà de la moitié de la longueur de l'aile. Chez les 2 dernières espèces les parties correspondantes des ailes ont des cupules isolées. Chez *Apis mellifica* L. un groupe de cupules, le groupe anal, existe encore, que l'on ne rencontre pas chez les autres insectes qui furent étudiés.

Les cupules isolées se trouvent chez *Apis mellifica* L. sur presque toutes les nervure longitudinales, à l'exception de la v. A. Elles sont beaucoup moins nombreuses chez les *Tenthredinidae* et n'apparaissent que sur les nervures  $R+M$  et  $R_1$ . Il y a donc ici un nombre beaucoup moindre de groupes de cupules et de cupules isolées, si on le compare avec *Apis mellifica* L. La tégula n'a pas de cupules.

Dans l'aile antérieure, en dehors des organes sensoriels cuticulaires, il y a encore 4 organes chordotonaux: 1 organe préalaire, 1 organe radial et 2 organes associés au le nerf cubital, dont l'un correspond à l'organe chordotonal médianal des autres groupes d'insectes, et le second — à l'organe chordotonal cubital. Au-dessus de tous ces organes chordotonaux une membrane très délicate et ondulée est tendue entre deux pièces fortement sclérifiées sur le côté inférieur de l'aile.

Le nerf alaire, avant de pénétrer dans la base de l'aile, se partage en 4 branches, dont 2, les branches marginales, sont plus minces et les 2 médiales — plus épaisses (Fig. 48). La première branche se divise et donne le nerf tégulaire qui innerve l'organe chordotonal préalaire et les cils de la tégula, — et le nerf costal qui dessert la pièce précostale et la nervure costale en innervant leurs cils et cupules. La seconde branche — la plus épaisse — forme le nerf sous-costal, qui a'atrophie chez *Apis mellifica* L. après avoir approvisionné 3 groupes sous-costaux de cupules. Chez les *Tenthredinidae*, par contre, ce nerf occupe la place du nerf costal court. La troisième branche, qui est le nerf commun *radio-medio-cubitalis*, donne par une division subséquente d'abord le nerf *radio-medialis* et *cubitalis* et puis les nerfs *radialis* I, *radialis* II, *radialis* III (*n. sectoralis*) et le *n. medialis*. Dans tous les 3 genres ces nerfs ont un parcours semblable et innervent les cils et les cupules de leurs nervures. A la base de l'aile le nerf *radio-medialis* innerve en outre le I groupe radial de cupules et détache le nerf chordotonal vers l'organe chordotonal radial. Le nerf *cubitalis* court dans sa nervure et se termine près de la nervure transverse qui sépare la première cellule cubitale de la seconde. Ce nerf innerve de nombreux cils de la

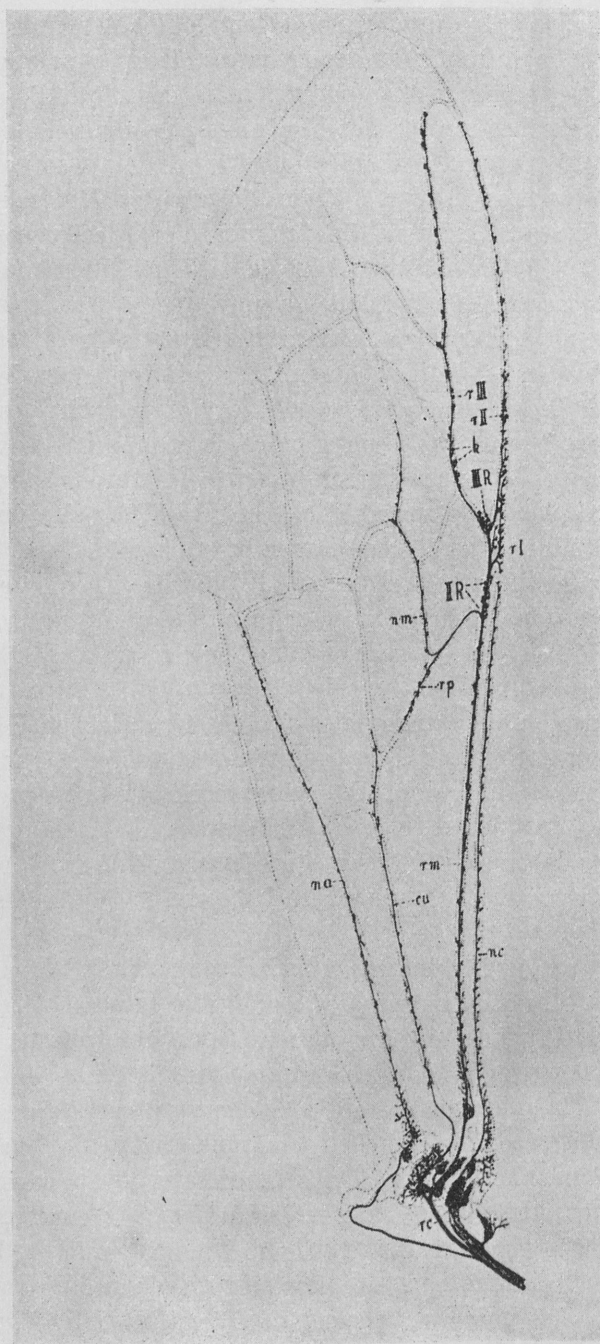


Fig. 48. *Apis mellifica* L. Répartition des nerfs dans l'aile antérieure (d'après ZAĆWILICHOWSKI)

pièce costale, 2 organes chordotonaux et les cils de la *v. Cu*. La dernière branche consiste en le nerf anal, qui pénètre dans la nervure anale et innerve le groupe anal de cupules et les cils chez *Apis mellifica* L. Chez *Tenthredinidae* le nerf anal se partage en 2 nerfs: le nerf *anal* I et le nerf *anal* II qui courent dans leurs nervures jusqu'au moment où ils se joignent. La primitivité de la famille des *Tenthredinidae* s'exprime par un nombre plus restreint de groupes de cupules radiales et un plus grand nombre de nerfs longitudinaux, surtout par la présence de 2 nerfs anaux appartenant à ceux qui s'atrophient le plus rapidement dans le développement phylogénétique.

Dans l'aile postérieure des *Hymenoptera* des cils et des cupules paraissent en fait d'organes sensoriels, mais en quantité moindre. Les *Tenthredinidae* ont, en outre, le longs crochets ou hamules. Les cils se trouvent dans la partie basale du bord antérieur de l'aile et sur les nervures. Les cupules sont disposées en 3 groupes dans la base de l'aile. Ce sont, chez *Tenthredinidae*, 1 groupe sous-costal et 2 groupes radiaux, et chez *Apis mellifica* L. — 1 groupe sous-costal, 1 groupe radial et 1 groupe baso-anal. Les cupules isolées, par contre, ne sont pas représentées dans l'aile postérieure (*Tenthredinidae*) ou s'y trouvent en très petite quantité (*Apis*). Les crochets sont situés dans la partie distale du bord antérieur de l'aile, entre la jonction de la *v. R<sub>1</sub>* et *v. R<sub>2</sub>*. Ils servent à unir l'aile antérieure à l'aile postérieure.

Il n'y a pas d'organe chordotonal dans l'aile postérieure.

Quoique l'aile postérieure diffère considérablement sous le rapport morphologique, la manière de son innervation et le parcours des branches nerveuses ressemblent à ceux de l'aile antérieure.

Le nerf alaire se partage en 3 branches avant de pénétrer dans la base de l'aile. La première donne, par un partage, un nerf costal très court et un nerf sous-costal un peu plus long. Ce premier nerf innerve seulement les cils, le second — à côté des cils encore le groupe sous-costal de cupules. La seconde branche pénètre dans la base de l'aile comme un nerf commun, le nerf *radio-medio-cubitalis* qui, après avoir innervé 1 groupe (*Apis*) ou 2 groupes (*Tenthredinidae*) de cupules, se divise en nerf *radio-medialis* et un nerf *cubitalis*. Chez *Apis mellifica* L., le nerf *radio-medialis* court dans la *v. R+M* en innervant ses cils peu nombreux et, après être passé dans la *v. C*, donne des ramifications nerveuses qui innervent les crochets. Chez les *Tenthredinidae*, le nerf *radio-medialis* se divise en *n. radialis* I qui innerve les crochets et le *n. radialis* III. *N. cubitalis* court dans la nervure jusqu'à la première nervure transverse et innerve les cils. Le nerf anal, qui court dans la nervure anale et se termine près de la nervure transverse, forme la troisième branche. Il innerve les cils et envoie, chez *Apis mellifica* L., des axones nerveux pour innerver le groupe baso-anal de cupules. Dans l'aile postérieure les nerfs téguilaire, radial II, médianal, anal II et anal III manquent, ils sont présents chez les autres insectes.

Les ailes des *Hymenoptera* sont le plus spécialisés au point de vue de leur système nerveux. La plus grande costalisation des nervures (*C*, *Sc*, *R* et parfois *M*) a lieu ici, les nervures *M*, *M<sub>1</sub>* et *M<sub>2</sub>* n'atteignent pas les bords alaires,



de nombreuses ramifications s'atrophient ou se joignent entre elles, à la suite de quoi les cellules fusionnent. L'innervation des ailes démontre aussi une haute spécialisation. Elle s'exprime surtout dans la costalisation des nerfs, tels que le *n. costalis*, *subcostalis*, *radialis* et parfois le *n. medialis* et par le raccourcissement de tous les nerfs longitudinaux.

Dans l'ordre des *Diptera* la spécialisation de l'aile a provoqué la réduction des nerfs médianal, cubital et anal. Chez les Diptères, existe souvent, en outre du nerf *subcostalis*<sub>1</sub>, le nerf *subcostalis*<sub>2</sub>, qui manque chez les *Hymenoptera* (chez *Apis*, le nerf sous-costal manque totalement).

Il en résulte que la spécialisation des ailes de ces deux ordres s'est développée de manière différente.

### Super-ordre des *Hemipteroidea* Ordre des *Homoptera*

Cet ordre a été le sujet des recherches de ZAĆWILICHOWSKI (1931, 1936) qui décrit les organes sensoriels et l'innervation des ailes d'*Aphrophora alni* FALL. et de *Psylla ulmi* FÖRST. — et de FUDALEWICZ-NIEMCZYK (1949) qui a étudié ce problème chez *Typhlocyba* sp. FLÖGEL (1916) et IMHOFF (1910) ont mentionné les organes sensoriels d'*Aphis rubi* KALT. et des cicades.

Le nombre des organes sensoriels cuticulaires et le parcours des branches nerveuses dépend, dans cet ordre, du degré de sclérotisation de l'aile. *Aphrophora alni* FALL., dont les ailes sont plus fortement sclérifiées, possède un grand nombre d'organes sensoriels et une abondante innervation (Fig. 49), tandis que celle de *Psylla ulmi* FÖRST. est très réduite (Fig. 50). *Typhlocyba* sp. occupe sous ce rapport une place intermédiaire.

En fait d'organes sensoriels, on peut distinguer sur l'aile antérieure des cils, des soies, des cupules et un organe chordotonal.

Les cils sont de 2 types — les uns fins et petits, les autres plus grands et plus épais chez *Typhlocyba* sp. et *Psylla ulmi* FÖRST. et d'un type chez *Aphrophora alni* FALL. Les cils couvrent principalement le bord antérieur de l'aile ainsi que toutes les nervures. Ils sont toujours innervés à l'aide de cellules neuro-sensorielles bipolaires. Les cils ressemblent à ceux d'*Anabolia* et *Chrysopa*.

Les soies sensorielles, ordinairement plus petites que les cils chez d'autres insectes, sont plus épaisses et plus raides chez les *Homoptera*. Elles existent chez *Aphrophora alni* FALL. et *Typhlocyba* sp., tandis qu'elles manquent chez *Psylla ulmi* FÖRST. Elles sont nombreuses chez *Aphrophora alni* FALL. et couvrent toute la surface supérieure de l'aile, leur densité étant plus considérable sur son bord antérieur. Chez *Typhlocyba* sp., par exemple, leur étendue est limitée au bord antérieur de l'aile, où elles paraissent en nombre très réduit — 20 soies contre 50 sur le bord antérieur de l'aile de l'*Aphrophora* (le restant de l'aile d'*Aphrophora alni* FALL. contient 100 soies environ). Les soies sensorielles sont innervées par des groupes de cellules.

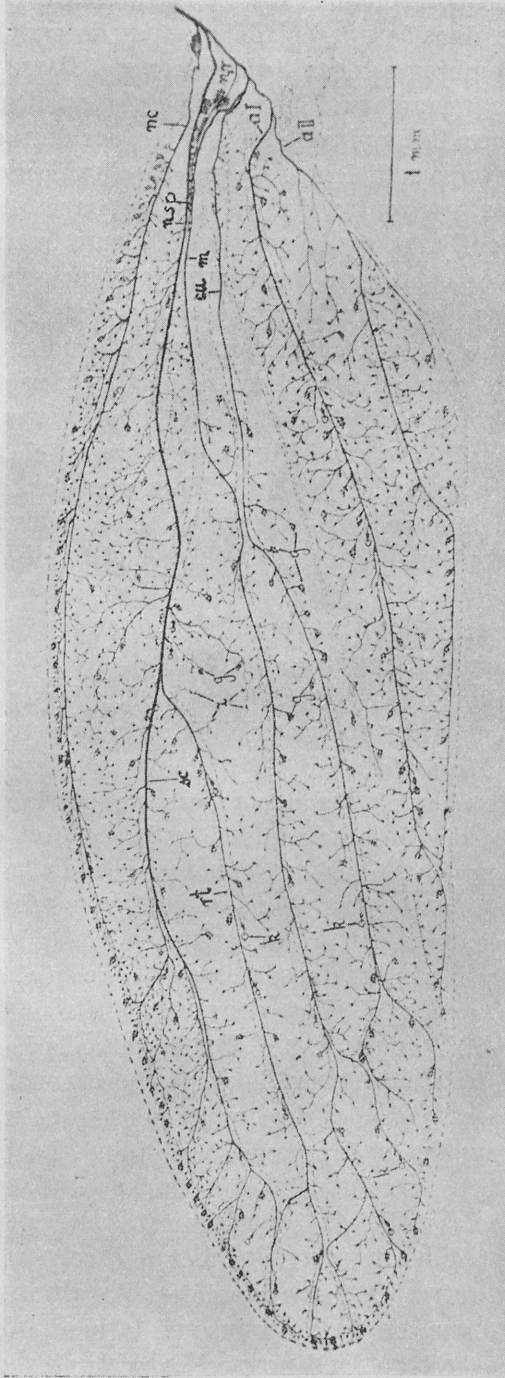


Fig. 49. *Aphrophora alni* FALL. Répartition des nerfs dans l'aile antérieure (d'après ZACWILICHOWSKI)

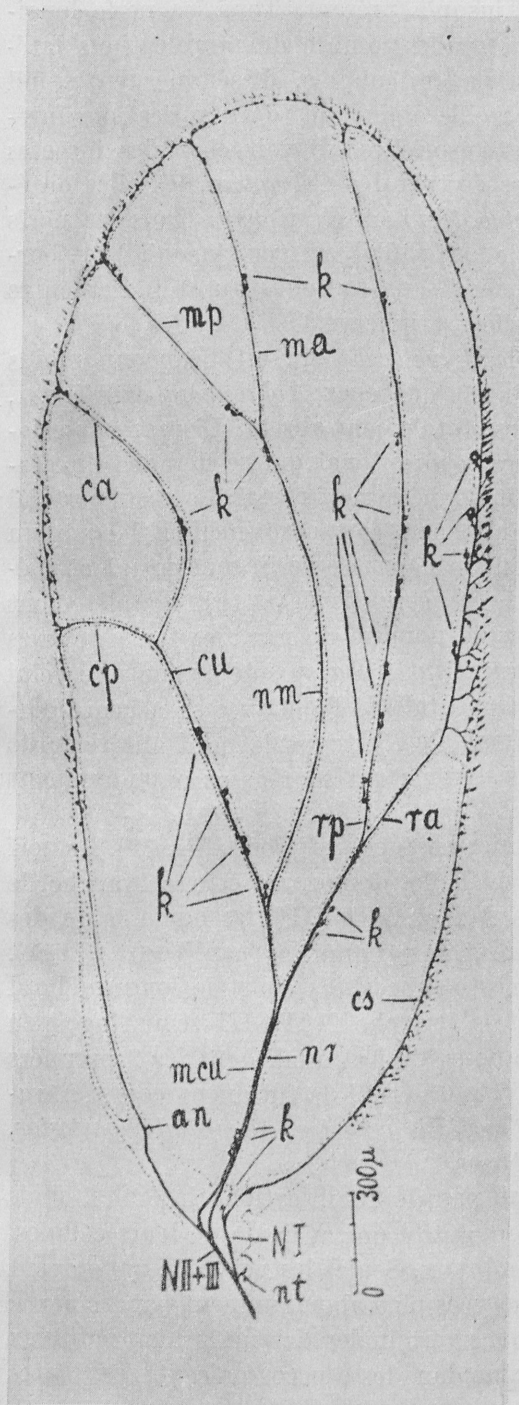
Les cupules sensorielles se trouvent en groupes à la base de l'aile — elles sont séparées dans une position plus distale. Dans ces 3 espèces on aperçoit de grandes différences dans le nombre de groupes de cupules.

Elles sont le plus nombreuses chez *Aphrophora alni* FALL. forment 2 groupes sous-costaux et 2 groupes radiaux. Chez *Typhlocyba* sp. il n'y a que 1 groupe sous-costal et 1 groupe radial, qui sont les homologues d'un groupe sous-costal plus éloigné et d'un groupe radial plus rapproché chez *Aphrophora alni* FALL. Chez *Psylla ulmi* FÖRST., par contre, il n'y a pas de groupes distincts de cupules. Cependant, à la base de l'aile, sur la surface inférieure, se trouvent 2 cupules unies au nerf costo-sou-costal, que l'on pourrait homologuer avec le groupe sous-costal d'autres insectes. Sur la surface supérieure de la *v. R + M + Cu* se trouvent aussi 2 cupules, qui, à leur tour, correspondent au groupe radial. Ce fait témoigne d'une grande réduction des organes sensoriels. D'autres cupules isolées sont disséminées sur différentes nervures longitudinales. Elles sont le plus nombreuses chez *Psylla ulmi* FÖRST. — le moins chez *Aphrophora alni* FALL. Les cupules sont innervées par les cellules séparées, distinctement plus grandes que celles qui innervent les cils ou les soies. Elles sont oblongues et oviformes et leur protoplasme se colore faiblement, tandis que le nucléus se colore plus fortement.

Le nombre d'organes chordotonaux est différent dans les 3 genres en question. *Aphrophora alni* FALL. en a 2, 1 organe chordotonal préalaire et 1 organe radial. *Typhlocyba* sp. n'a qu'un organe chordotonal radial. *Psylla ulmi* FÖRST. n'en possède aucun. On peut donc observer la réduction de cet organe dans les limites de l'ordre des *Homoptera*.

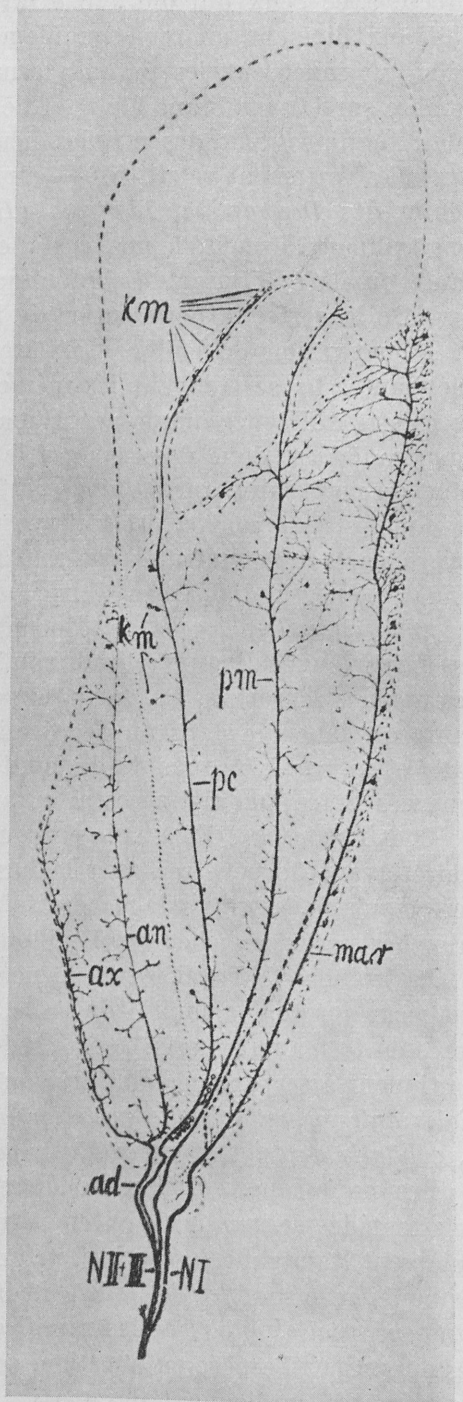
Le parcours des nerfs chez les *Homoptera* n'est pas semblable chez les 3 genres en question. Suivant le degré de sclérotisation de l'aile et de son emploi les nerfs sont abondamment ou faiblement étendus dans l'aile antérieure. L'aile d'*Aphrophora alni* FALL. est le plus abondamment innervée (Fig. 49). Le nerf alaire détache ici consécutivement, les *n. costalis*, *n. radialis*, *n. medio-cubitalis* (qui se partage, après avoir pénétré dans la base de l'aile en *n. medialis* et *n. cubitalis*), *n. analis* I et *n. analis* II. Tous ces nerfs pénètrent dans des nervures alaires correspondantes. *N. costalis*, avant d'entrer dans la base de l'aile, donne le *n. chordotonalis antealaris* qui innerve l'organe chordotonal préalaire. *N. subcostalis* innerve à la base 2 groupes de cupules sous-costaux, et *n. radialis* — 2 groupes radiaux de cupules et 1 organe chordotonal. La présence d'un nerf radial relativement court, se terminant dans la partie basale de l'aile, à la hauteur du partage de la *v. M + Cu* en nervures séparées *M* et *Cu*, est très caractéristique. Ceci est d'autant plus singulier que ce nerf est le mieux développé dans tous les autres groupes d'insectes. ZACWILICHOWSKI est d'avis que le nerf sous-costal dans son parcours jusqu'à la moitié de l'aile (en comptant à partir de la base) est au fond un nerf *subcosto-pseudoradialis* qui, plus loin, se partage en nerf *subcostalis* proprement dit et en nerf *radioterminalis*. Ce sont en tous les cas des conditions qui ne sont pas typiques et qui prouveraient que les *Homoptera* forment un groupe qui n'est pas associé en ligne





50

Fig. 50. *Psylla ulmi* FÖRST. Répartition des nerfs dans l'aile antérieure (d'après ZAĆWILICHOWSKI)



51

Fig. 51. *Lygus pratensis* L. Répartition des nerfs dans l'aile antérieure (d'après ZAĆWILICHOWSKI)

directe avec ceux qui ont été décrits jusqu'à présent. Tous les nerfs longitudinaux donnent un remarquablement grand nombre de ramifications latérales qui innervent les organes sensoriels cuticulaires, disséminés en grand nombre sur la membrane alaire. Une pareille abondance de ramifications latérales, terminées par des cellules neuro-sensorielles, se voit chez des insectes aux ailes fortement sclérifiées — sur les élytres des *Coleoptera*, les ailes antérieures des *Dermaptera*, *Blattaria* (*Dictyoptera*) et *Hemiptera*. Tous les nerfs longitudinaux, excepté le nerf costal et le nerf radial, arrivent jusqu'à la v. bordante où ils se divisent dichotomiquement sans toutefois anastomoser entre eux. De la sorte, le bord entier de l'aile est innervé.

L'innervation de l'aile antérieure de *Typhlocyba* sp. est beaucoup moins abondante. Ici se trouvent les mêmes nerfs que chez *Aphrophora alni* FALL., avec cette différence que le nerf radial est totalement absent. L'organe chordotonal radial est donc desservi par le nerf chordotonal qui se détache directement du nerf alaire, après que ce nerf ait donné le nerf costal. Le groupe radial de cupules, par contre, est innervé par le nerf sous-costo-médianal commun qui se partage immédiatement après en formant les nerfs sous-costal et médianal. Le nerf radial, très réduit chez *Aphrophora alni* FALL. est complètement atrophié chez *Typhlocyba* sp. De même, le nombre de ramifications latérales des nerfs longitudinaux est minime chez *Typhlocyba* sp., de même que celui des organes sensoriels. En outre, la partie distale de l'aile avec sa nervure bordante est innervée dans un degré minimal. Ce n'est que le bord antérieur de l'aile et la partie proximale du bord postérieur qui sont assez abondamment innervés grâce aux nerfs costal et anal.

Chez *Psylla ulmi* FÖRST., le parcours des nerfs est différent (Fig. 50). Le nerf alaire, avant de pénétrer dans la base de l'aile, donne une courte branche, le nerf tégulaire, et se partage ensuite en *N I* et *N II+III*, les homologues des branches nerveuses chez les Lépidoptères, ainsi nommées par VOGEL (1911).

La branche *N I* qui forme le nerf costo-subcostalis court le long du bord antérieur jusqu'à la moitié de l'aile, et la branche *N II+III* se partage peu après en formant les nerfs: radial, médiano-cubital et anal, dont les 2 premiers continuent à se partager, de sorte qu'il y a 6 nerfs à la fin du parcours: *n. radialis anterior*, *n. radialis posterior*, *n. medialis anterior*, *n. medialis posterior*, *n. cubitalis anterior* et *n. cubitalis posterior*.

Les nerfs longitudinaux ne donnent pas de ramifications latérales, mais émettent des axones nerveux en petite quantité qui, à l'aide de leurs cellules, innervent les organes sensoriels, peu nombreux. Seules les nervures qui suivent les bords et le sommet de l'aile sont innervées plus abondamment par les nerfs: *costo-subcostalis*, *anal* et les ramifications terminales des nerfs longitudinaux restants. Chez l'espèce en question, comme dans les espèces précédentes, toutes les nervures contiennent des nerfs.

Dans l'aile postérieure le nombre d'organes sensoriels est considérablement réduit, même chez *Aphrophora alni* FALL., qui n'en possède jamais sur sa membrane alaire; ils sont réduits à des nervures. En fait d'organes sensoriels cuti-

culaires on rencontre ici des cils, d'un ou de deux types, et des cupules sensorielles. Les soies sensorielles manquent. Des crochets existent chez *Aphrophora alni* FALL. Il n'y a qu'un seul organe chordotonal radial. Les cils se trouvent seulement sur le bord antérieur de l'aile et chez *Aphrophora alni* FALL. en plus sur toutes les nervures longitudinales.

Les cupules groupées ne se trouvent qu'à la base de l'aile, les cupules isolées sont desséminées sur les nervures longitudinales. Le nombre des groupes de cupules est restreint, mais il existe chez *Aphrophora alni* FALL. un groupe sous-costal et un groupe radial de cupules, tandis que les 2 autres espèces n'ont qu'un seul groupe radial de cupules. Les cupules isolées sont le plus nombreuses chez *Aphrophora alni* FALL., et les moins nombreuses chez *Psylla ulmi* FÖRST. Les crochets, au nombre de 4—7 sont présents uniquement chez *Aphrophora alni* FALL., dans un petit secteur du bord antérieur de l'aile, et forment un appareil d'accrochage. Ils sont innervés au moyen de cellules neuro-sensorielles, de forme ovale ou fuselée.

Les nerfs longitudinaux de l'aile postérieure sont aussi légèrement réduits, ce que démontre leur raccourcissement et leur fusion. Chez *Aphrophora alni* FALL. les nerfs suivants se trouvent dans l'aile postérieure: *n. costalis*, *n. subcosto-pseudoradialis*, *n. radialis*, *n. medialis*, *n. cubitalis* et 3 nerfs anaux. Le second de ces nerfs se divise en *n. subcostalis* et *n. radioterminalis*, d'une manière analogue à celle de l'aile antérieure, et *n. cubitalis* se partage en 2 branches. Le nerf radial proprement dit est court et se termine dans la partie basale de l'aile. Tous les nerfs longitudinaux innervent, en plus, des groupes de cupules et de l'organe chordotonal, les organes sensoriels des nervures longitudinales et la partie basale du bord antérieur de l'aile. La nervure bordante n'est pas innervée.

Chez *Typhlocyba* sp., le nerf radial manque, analogiquement à l'aile antérieure. Par suite de ceci le nerf chordotonal part du nerf *costo-subcostalis*, de même que les axones centripètes des cellules nerveuses qui desservent, au moyen de leurs axones centrifuges, le groupe radial de cupules. *Typhlocyba* sp. ne possède pas non plus de *n. radio-terminalis* et son nerf cubital ne se partage pas en 2 branches. Le nerf anal III manque aussi. Les nerfs longitudinaux sont considérablement raccourcis.

Chez *Psylla ulmi* FÖRST., les nerfs se joignent et forment 2 branches nommées: *n. anterior* — *n. costalis* et *n. posterior* — *n. radio-medio-cubitalis*.

Dans les *Homoptera*, on observe en général une réduction des organes sensoriels et, par la suite, des ramifications nerveuses. L'innervation devient moins abondante au fur et à mesure que l'ordre se spécialise, ce qui concerne l'aile antérieure et l'aile postérieure.

### Ordre des *Heteroptera*

Cet ordre ne fut étudié, sous le rapport de l'innervation des ailes, que par ERHARDT (1916) qui décrivit *Pentatoma rufipes* L. et par ZAĆWILICHOWSKI (1931) qui décrivit *Lygus pratensis* L.



Dans l'aile antérieure, les organes sensoriels apparaissent sous forme de cils, de soies et de cupules. Les cils couvrent en grande nombre la surface supérieure de l'aile à l'exception de la membrane. Ils sont le plus abondants cependant sur le bord antérieur de l'aile. Les cils rappellent le plus, par leur forme, les ceux de *Cantharis livida* L. et de *Forficula auricularia* L. Les soies sont situées sur la surface supérieure du bord antérieur de l'aile jusqu'au sommet du *cuneus* et sur le bord distal de *corium* et du *cuneus* (Fig. 51). Les cupules sensorielles forment 4 groupes situés dans la base de l'aile. Deux d'entre elles sont innervées par le second nerf et deux par le troisième. Tous les groupes se trouvent sur la surface supérieure de l'aile. Ces groupes comptent de plusieurs à plus de dix cupules. Il est vrai qu'ERHARDT (1916) avait maintenu que chez *Pentatoma rufipes* L. les groupes de cupules de l'aile antérieure sont situés des deux côtés de l'aile, mais ZAĆWILICHOWSKI n'a constaté chez cette même espèce que des groupes supérieurs dans l'aile antérieure, comme chez *Lygus pratensis* L. En outre, les cupules sont disséminées, étant des cupules isolées, sur les nervures longitudinales. L'organe chordotonal est situé dans la base de l'aile.

Le nerf alaire antérieur se divise, à une distance considérable de l'endroit où il pénètre dans la base de l'aile, en 2 branches — *NI* et *NI+III*, qui ne sont pas entièrement les homologues des nerfs des papillons (Fig. 51). La première branche pénètre dans la *v. C* et forme le *n. marginalis*, qui rappelle un nerf qui lui ressemble dans l'élytre de *Cantharis livida* L. Ce nerf approvisionne de nombreux cils et soies du bord antérieur, qui sont surtout en grand nombre au sommet du *corium* et du *cuneus*. La seconde branche (*NI+III*), par contre, se divise en 3 nerfs, dont le dernier donne 2 branches. Ce sont: *n. postmarginalis* qui innerve 2 groupe de cupules et un organe chordotonal, *n. praeclavius* (probablement homologue du *n. medialis* des autres insectes) qui innerve les 2 derniers groupes de cupules, *n. analis*, homologue du nerf cubital des autres insectes, et *n. axillaris*. Ces deux derniers nerfs sont situés dans le *clavus*, tandis que les premiers nerfs passent par le *corium*. Tous les nerfs longitudinaux ont des ramifications assez nombreuses mais relativement courtes qui innervent les cils et des cupules peu nombreuses. Les ramifications du *n. postmarginalis* dans les limites distales du *corium* sont plus nombreuses. Les nerfs *postmarginalis* et *praeclavius* s'étendent au-delà du *corium* et, en pénétrant dans la nervure de la membrane, innervent ses cupules.

L'innervation de l'aile postérieure est fortement réduite. Ceci concerne aussi les organes sensoriels, dont seulement les groupes de cupules paraissent dans la base de l'aile (Fig. 52). Un considérable groupe (composé de 60 cupules environ), correspondant au groupe radial des autres insectes, est situé le plus proximale sur la surface supérieure. Il est partagé en 2 sous-groupes. Le second groupe de cupules, qui correspond au groupe sous-costal des autres insectes, se trouve sur le même niveau à la surface inférieure. Elles se trouvent au-dessous de la base de la nervure I (*costa primaria*, d'après STICHEL, 1925). Le troisième groupe est situé distalement par rapport aux 2 premiers et, comme eux, sur la surface inférieure de l'aile, dans la base de la nervure I. Les 2 groupes

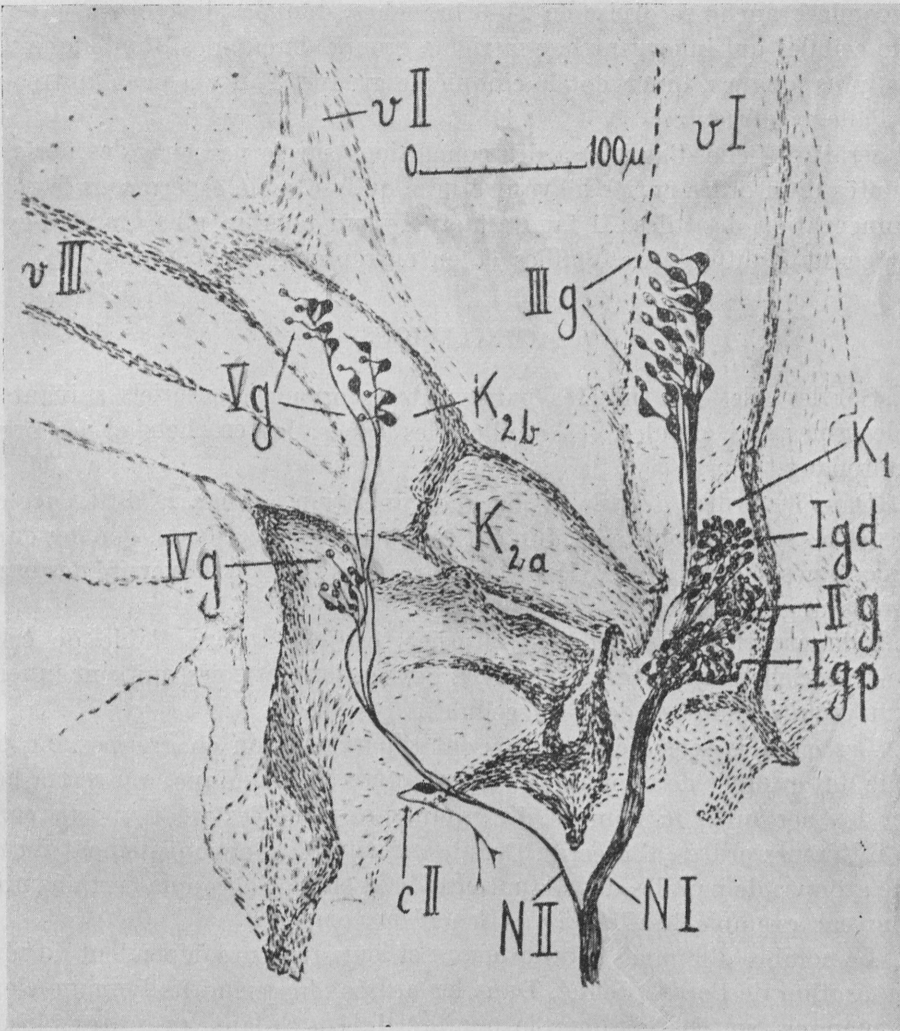


Fig. 52. *Lygus pratensis* L. L'innervation et les organes sensoriels à la base de l'aile postérieure (d'après ZACWILICHOWSKI)

situés sur la surface inférieure comptent au-delà de dix cupules chacun. Il y a encore 2 groupes sur la surface supérieure de l'aile, composés chacun de plusieurs cupules est situés au-dessous des v. II et v. III (*costa subtensa* et *costa radiata*, d'après STICHEL, 1925). Ceci se rapporte aux ailes tant de *Lygus* que de *Pentatoma*.

Le nerf alaire postérieur se partage dès avant la base de l'aile en 2 branches principales — assez courtes qui innervent seulement les groupes de cupules. Voilà pourquoi il est très difficile de les homologuer avec les nerfs d'autres insectes. La première branche innerve 2 groupes de cupules et pénètre dans la nervure I, où elle se termine en innervant le troisième groupe de cupules.

La seconde branche se divise en 2—3 branches, dont la plus courte se termine par de cellules qui innervent le quatrième groupe de cupules, tandis que 2 dernières, plus longues, innervent le cinquième groupe. Il n'y a pas d'autres nerfs dans l'aile postérieure.

Il serait difficile d'arriver à des conclusions sur le parcours des nerfs dans les limites d'un ordre entier n'ayant étudié qu'une seule espèce sous le rapport de l'innervation des ailes. Il faudrait étudier un nombre plus grand d'espèces appartenant à différentes familles et en entreprendre la comparaison.

#### CONCLUSIONS

1. Sur les ailes des insectes paraissent les organes sensoriels suivants: les cils, les soies, les cupules, les écailles, les cônes, les crochets et les organes chordotonaux.

2. Dans les ordres dont le niveau d'organisation est bas, la différence entre les cils et les soies est oblitérée. Il n'existe, à part les précédents, que des cupules et des organes chordotonaux. Dans les ordres supérieurs, la diversité des organes sensoriels augmente.

3. L'innervation des organes sensoriels est effectuée à l'aide de cellules neuro-sensorielles bipolaires, séparées, à l'exception des soies qui sont innervées par un groupe composé de 3—5 cellules.

4. Les cupules sensorielles paraissent séparément ou en groupes. La topographie des groupes de cupules est un caractère taxonomique, qui sert à homologuer les nervures; le nombre de groupes exprime les relations de parenté entre différents ordres d'insectes. On observe, en plus, l'accroissement du nombre de groupes de cupules dans la mesure de la spécialisation de certains ordres, comme par exemple les *Diptera* et les *Hymenoptera*.

5. Le nombre d'organes chordotonaux et leur structure dépendent du niveau d'organisation de l'ordre donné. Dans les ordres plus primitifs l'organe chordotonal manque, soit paraît dans le nombre de 1—2, dans les ordres plus spécialisés leur nombre s'accroît jusqu'à 4 ou 5, pour se réduire ensuite à 1—2 chez les représentants des ordres les plus spécialisés, *Diptera* et *Hymenoptera*.

6. Le nerf alaire se partage en les nerfs suivants: *n. tegularis*, *n. costalis*, *n. subcostalis*, *n. radialis*, *n. medialis*, *n. cubitalis*, et *n. analis*. Tous ces nerfs, excepté les 2 premiers, se divisent durant leur parcours dans l'aile en 2 branches nerveuses ou davantage. Dans les ordres plus primitifs l'innervation est complète, le nombre des nerfs et de leurs ramifications diminue dans les ordres hautement organisés. Dans les ordres étudiés jusqu'à présent la réduction la plus considérable des nerfs alaires est démontrée par les *Diptera* et les *Hymenoptera*.

7. Dans les limites d'un même ordre, au fur et à mesure que la spécialisation avance, le nombre des nerfs et de leurs ramifications diminue, comme chez les *Diptera*, *Hymenoptera* et *Homoptera*.

8. L'aile postérieure démontre souvent une réduction assez grande des organes sensoriels et des nerfs.



9. La topographie des nerfs et des organes sensoriels et la manière de leur innervation est un critérium important pour exécuter une homologie entre les ailes antérieures et les balanciers des *Diptera*. C'est aussi une des preuves de la provenance des *Diptera* qui descendraient d'insectes fossiles munis de quatre ailes.

10. Il résulte d'études entreprises sur l'ontogenèse du système nerveux et des trachées des ailes de termites (*Isoptera*) que les nerfs jouent un rôle dynamogène dans la formation des organes alaires. Ces études devraient être agrandies et comprendre les autres ordres des insectes hemimétaboles.

11. En disposant d'un nombre suffisant de représentants étudiés sous le rapport de l'innervation des ailes on peut arriver à des conclusions phylogénétiques. On peut donc, en s'appuyant sur les études entreprises jusqu'à présent:

a) être de l'avis, que l'innervation incomplète des ailes des *Isoptera* n'est pas un caractère secondaire mais primitif et que l'innervation abondante des ailes des *Dictyoptera* résulte d'une certaine spécialisation,

b) exprimer la parenté entre les *Planipennia* et les *Coleoptera*,

c) constater que l'innervation et les organes sensoriels des ailes des ordres des *Mecoptera*, *Trichoptera*, *Lepidoptera* et *Diptera* confirment entièrement leur parenté,

d) affirmer que les *Diptera* et les *Hymenoptera* appartiennent aux ordres les plus spécialisés, mais que leur spécialisation suivrait des routes diverses. Elle s'exprime, chez les *Diptera*, par la réduction des nerfs *medialis*, *cubitalis* et *anal*, chez les *Hymenoptera*, par contre, par la réduction du *n. subcostalis*<sub>2</sub>, parfois même du *n. subcostalis*<sub>1</sub>, et par une costalisation plus intensive.

#### LITTÉRATURE

- CHABRIER J. 1823. Essai sur le vol des Insectes. Paris.
- COMSTOCK J. H. 1918. The wings of Insects. Ithaca, New York.
- DZIURZYŃSKI A. 1957. The topography of the central nervous system of caterpillars. P. I.: Leaf-mining caterpillars of the *Tinoidea*. Acta zool. cracov., **1**: 31—65.
- DZIURZYŃSKI A. 1958. The topography of the central nervous system of caterpillars. P. II. Acta zool. cracov., **2**: 723—803.
- ERHARDT E. 1916. Zur Kenntnis der Innervierung und der Sinnesorgane der Flügel von Insecten. Zool. Jahrb., Abt. Anat., B, **39**: 293—334.
- ESCHERICH K. 1902. Zur Entwicklung des Nervensystems der Musciden, mit besonderer Berücksichtigung des sog. Mittelstranges. Zeitschr. wiss. Zool., **71**: 525—549.
- FLÖGEN A. 1904. Monographie der Johannisbeeren-Blatlaus *Aphis ribis*. Allg. Zeitschr. Ent., **9**.
- FREILING H. H. 1909. Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel und der Duftpinsel der Männchen von *Danaïs* und *Euploea*. Zeitschr. wiss. Zool., **92**: 210—290.
- FUDALEWICZ W. 1949. The innervation and sense organs in the wings of the *Typhlocyba* sp. Bull. Acad. pol., sér. B, 419—434.
- FUDALEWICZ-NIEMCZYK W. 1955. The innervation and sense organs in the wings of the Grasshopper *Locusta cantans* FÜSSL. Pol. Pismo ent., **25**: 127—160.

- FUDALEWICZ-NIEMCZYK W. 1958. Analiza użytkowania skrzydeł na tle ich unerwienia u *Stauroderus biguttulus* (L.) i *Tettigonia cantans* (FÜSSL.) (*Saltatoria*, Latreille) oraz *Phyllodromia germanica* (L.) (*Dictyoptera*, LEACH). Pol. Pismo ent., **28**: 60—89.
- GIERYNG R. 1959. The central Nervous System of *Leptinotarsa decemlineata* (SAY) with Special Consideration of the Brain. Ann. Univ. M. Curie-Skłod., Sect. C., **14**: 141—160.
- GIERYNG R. 1960. Histologiczna budowa mózgu *Cicadetta adusta* (HAG.) (*Homoptera*, *Cicadidae*). Ann. Univ. M. Curie-Skłod. Sect. C., **15**: 205—212.
- GRABER V. 1882. Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insecten. Morphologischer Teil. Arch. mikr. Anat., **20**: 506—640.
- GRABER V. 1883. Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insecten. Physiologischer Teil. Arch. mikr. Anat., **21**: 65—145.
- GRASSÉ P. P. 1949. Traité de Zoologie, **9**, **10**. Paris.
- GRZYBOWSKA B. 1957. The innervation and sense organs in the wings of *Ornithomyia biloba* DUFOUR (*Diptera*, *Hippoboscidae*). Pol. Pismo ent., **26** (1956): 175—185.
- GÜNTHER K. 1900. Über Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel. Zool. Jahrb. Anat. Ont., **14**: 551—571.
- HANDLIRSCH A. 1906—1908. Die fossilen Insecten, Leipzig.
- HERTWECK H. 1931. Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von *Drosophila melanogaster* MEIG. Zeitschr. wiss. Zool., **139**: 559—663.
- HICKS I. B. 1857. On a new organ in Insects. Journ. Linn. Soc., London, **1**: 136—140.
- HICKS I. B. 1857. Further remarks on the organ found in the bases of halteres and wings of Insects. Trans. Linn. Soc., London, **22**: 141—145.
- HOLSTE G. 1910. Das Nervensystem von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. wiss. Zool., **96**.
- IMMS A. D. 1948. A General Textbook of Entomology, London.
- INHOF O. 1901. Bau der Cycaden. Biol. Centralbl., **21**.
- JANET C. 1911. Sur l'existence d'un organ chordotonal et d'une vésicule pulsatile antennaires chez l'abeille et sur la morphologie de la tête de cette espèce. L'Apiculture, **55**: 181—183.
- JAWŁOWSKI H. 1934. Beitrag zur Kenntnis des Baues der Corpora Pedunculata einiger Hymenopteren. Fol. Morph., **5**: 137—150.
- JAWŁOWSKI H. 1936. Über den Gehirn der Käfer. Zeitschr. Morph. Ok. Tiere, **32**: 67—91.
- JAWŁOWSKI H. 1948. Studies on the Insects Brain. Ann. Univ. M. Curie-Skłod., Sect. C., **3**.
- JAWŁOWSKI H. 1954. Über die Struktur des Gehirnes bei *Saltatoria*. Ann. Univ. M. Curie-Skłod., Sect. C., **8**: 403—434.
- JEANNEL R. 1949. Les insectes. Classification et Phylogénie des Insectes. En: P. GRASSÉ. Traité de Zoologie **9**: 3—110.
- KINEL J., KRASUCKI A., NOSKIEWICZ J. 1927. Owady krajowe. Lwów, Warszawa, Kraków.
- LEE-BOLLES A. 1885. Les balanciers des Diptères, leurs organes sensiferes et leur histologie. Rec. zool. suisse, **2**: 364—392.
- LEHR R. 1914. Die Sinnesorgane der beiden Flügelpaare von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. wiss. Zool., **110**: 87—150.
- LEYDIG F. 1860. Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insecten. Arch. Anat. Physiol., **265**—314.
- LOWNE B. T. 1890/1895. The blow-fly (*Calliphora erythrocephala*). London.
- MARTYNOV A. V. 1928. Permian fossil Insects of North East Europe. Trav. Mus. Geol. Akad. Sci. U.R.S.S., Leningrad, **3**: 1—118.
- MARTYNOV A. V. 1937. O kryljach termitov v svjazi s voprosom filogenii etoj i sosednich grup nasekomych. Tr. Inst. Evol. Morf. Akad. Nauk SSSR. Sb. Nasonova, **83**—150.
- MARTYNOV A. V. 1938. Očerki geologičeskoj istorii i filogenii otrjadov nasekomych (*Pterygota*). I. *Paleoptera* i *Neoptera* — *Polyneoptera*. Tr. Paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR, **7**.
- NEEDHAM J. G. 1935. Some basic principles of insect wing venation. J. New York ent. Soc., **43**: 113—129.
- OEBENBERGER J. Entomologie, Praha. 1952.
- PFLUGSTAEDT H. 1912. Die Halteren der Dipteren. Zeitschr. wiss. Zool., **100**: 1—59.

- PRÜFFER J. 1927. Badania nad unerwieniem i narządami zmysłowymi różków i skrzydeł u *Saturnia pyri* L. w związku ze zjawiskiem wabienia samców przez samice. Prace Tow. Przyj. Nauk w Wilnie, Wyd. Nauk mat. i przyr., 3: 1—84.
- PRÜFFER J. 1929. O unerwieniu frenulum u motyli. Prace Tow. Przyj. Nauk w Wilnie, Wyd. Nauk mat. i przyr., 5: 1—20.
- PRÜFFER J. 1932. Z badań nad mikropterygizmem *Operophtera brumata* (Lepidoptera). Prace Tow. Przyj. Nauk. w Wilnie, Wyd. Nauk mat. i przyr., 7: 1—19.
- RACIĘCKA M. 1928. O unerwieniu skrzydeł *Rhopalocera*. Prace Tow. Przyj. Nauk w Wilnie, Wyd. Nauk mat. i przyr., 4: 1—40.
- RICHARD G. 1950. Le Phototropisme des Termites en rapport avec leur anatomie sensorielle. Ann. Sc. nat., Zool., 12: 485—604.
- RICHARD G. 1952. L'emploi du bleu méthylène dans l'étude de l'innervation et des organes sensoriels des insectes. Trans. Ninth. Int. Congr. Ent., 1: 328—330.
- RICHARD G. 1954. Organogenèse des nerfs et des trachées alaires du termite *Calotermes flavicollis* FAB. Insectes Sociaux, 1: 176—188.
- RODENDORF B. B. 1946. Evolucija kryla i filogenoz dlinousnych dwukrylych *Oligoneura* (Diptera, Nematocera). Tr. Paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR, 13: 1—103.
- RODENDORF B. B. 1949. Evolucija i klassifikacija letatel'nego apparata nasekomych. Tr. Paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR, 16: 1—176.
- SÉGUY E. 1959. Introduction à l'étude morphologique de l'aile des insectes. Mém. Mus. Hist. nat., sér. A., 21: 1—248.
- SNODGRASS R. E. 1926. The morphology of insect organs and the sensory nervous system. Smiths. Miss. Coll., 77: 1—80.
- STICHEL W. 1925. Illustrierte Bestimmungstabellen der deutschen Wanzen, Berlin.
- ŠVANVIČ B. 1956. Kurs obščej entomologii, Moskva—Leningrad.
- TILLYARD R. J. 1935. The evolution of the Scorpion flies and their derivatives (Order Mecoptera). Ann. ent. Soc. Amer., 28: 1—45.
- TILLYARD R. J. 1937. The ancestors of the Diptera. Nature, 139: 66—67.
- TROJAN P. 1957. Klucze do oznaczania owadów Polski Cz. 28. Muchówki — Diptera, Warszawa.
- WEINLAND E. 1891. Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Zeitschr. wiss. Zool., 51: 55—166.
- WIGGLESWORTH V. B. 1961. The Principles of Insect Physiology, London.
- VIGNON M. P. 1929. Introduction à de nouvelles recherches de morphologie comparée sur l'aile des insectes. Arch. Mus. Nat., Paris, 4: 89—125.
- VOGEL R. 1911. Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben. Zeitschr. wiss. Zool., 98: 68—134.
- VOGEL R. 1912. Über die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel. Zeitschr. wiss. Zool., 100: 210—244.
- ZACWILICHOWSKA K. 1953. The innervation and sense organs in the wings of the Saw-flies: *Allantus arcuatus* FORST. and *Rhogogaster viridis* L. (Hymenoptera, Tenthredinoidea). Pol. Pismo ent., 23: 113—132.
- ZACWILICHOWSKI J. 1930. Unerwienie skrzydeł owadów. Cz. I. Rozpr. Wyd. Mat. Przyr. PAU, 70: 1—154.
- ZACWILICHOWSKI J. 1931. Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel von Insecten T. II. Bull. Acad. pol. Cl. math. nat., sér. B., 391—424.
- ZACWILICHOWSKI J. 1932. Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel der Insecten T. III. Bull. Acad. pol. Cl. math. nat., sér. B., 9—28.
- ZACWILICHOWSKI J. 1933. Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel von Schnabelfliegen (*Panorpa*). Bull. Acad. pol. Cl. math. nat., sér. B., 109—124.
- ZACWILICHOWSKI J. 1933. O możliwości pokrewieństwa pomiędzy dwoma rzędami owadów: chrząszczami (Coleoptera) i sieciarkami (Neuroptera). Pam. XIV Zjazdu Lek. i Przyr. polskich w Poznaniu, pp. 759—760.



- ZACWILICHOWSKI J. 1933. Über die Innervierung und Sinnesorgane der Flügel von Köcherfliegen (*Trichoptera*). Bull. Acad. pol. Cl. math. nat., sér. B., 305—319.
- ZACWILICHOWSKI J. 1933. Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Bull. Acad. pol. Cl. math. nat., sér. B., 275—289.
- ZACWILICHOWSKI J. 1934. Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel von Schnabe *Phyllodromia germanica* L. Bull. Acad. pol. Cl. math. nat., sér. B., 89—103.
- ZACWILICHOWSKI J. 1934. Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel der Feldheuschrecke *Stauroderus biguttulus* (L.). Bull. Acad. pol. Cl. math. nat., sér. B., 187—196.
- ZACWILICHOWSKI J. 1934. Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel der Schnake *Tipula paludosa* MEIG. Bull. Acad. pol. Cl. math. nat., sér. B., 375—383.
- ZACWILICHOWSKI J. 1934. Die Sinnesnervenelemente des Schwingers und dessen Homologie mit dem Flügel der *Tipula paludosa* MEIG. Bull. Acad. pol. Cl. math. nat., sér. B., 397—413.
- ZACWILICHOWSKI J. 1934. Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel der Lausfliege *Oxypterum* LEACH (*Diptera*, *Pupipara*). Bull. Acad. pol. Cl. math. nat., sér. B., 251—257.
- ZACWILICHOWSKI J. 1936. Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel der Afterfrühlingsfliege *Isopteryx tripunctata* SCOP. (*Plecoptera*). Bull. Acad. pol. Cl. math. nat., sér. B., 268—284.
- ZACWILICHOWSKI J. 1936. Über die Innervation und die Sinnesorgane der Flügel von *Aphrophora alni* FALL. (*Rhynchota* — *Homoptera*). Bull. Acad. pol. Cl. math. nat., sér. B., 85—99.
- ZACWILICHOWSKI J. 1937. Unerwienie skrzydeł motyli. Pam. Zjazdu Lek. i Przyr. polskich we Lwowie, pp. 121—122.
- ZAWARZIN A. 1912. Histologische Studien über Insecten. II. Über das sensible Nervensystem der *Aeschnalarve*. Zeitschr. wiss. Zool., 100: 245—286.
- ZAWARZIN A. 1912. Histologische Studien über Insecten. III. Über das sensible Nervensystem der Larven von *Melolontha vulgaris*. Zeitschr. wiss. Zool., 100.

#### EXPLICATION DE SIGNES DANS LES DESSINS

aa	— area apicalis
ac	— nervus analis communis
ach	— organe chordotonal préalaire
ad	— n. adclavius
am	— area marginalis
an I	— n. analis I
an II	— n. analis II
an III	— n. analis III
ax	— n. axillaris
a I — a IX	— n. analis I — n. analis IX
A <sub>1</sub>	— vena analis <sub>1</sub>
A <sub>2</sub>	— v. analis <sub>2</sub>
AdN	— nerf dans une nervure
b	— groupe de cellules innervant les soies
bc	— n. baso-cubitalis
B	— organe chordotonal prémédianal
c	— n. costalis
ca	— n. cubitalis anterior
cc	— organe chordotonal cubital
cch	— organe chordotonal cubital
cd	— n. baso-cubitalis distalis

chaa	— organe chordotonal préalaire
chr	— organe chordotonal radial
chr I	— organe chordotonal radial I
chr II	— organe chordotonal radial II
clg	— cils grands
cli	— cils inférieurs
clm	— cils moyens
clmg	— cils marginaux
clp	— cils petits
cls	— cils supérieurs
cm	— n. cubito-medialis
cp	— n. cubitalis posterior
cs	— n. costo-subcostalis
et	— n. cubito-terminalis
cu	— n. cubitalis
cu I — cu IV	— n. cubitalis I — n. cubitalis IV
e II	— cellule nerveuse de II-e type de Zawarzin
ChO	— organe chordotonal
ChZ	— renflement cuticulaire
Cu	— v. cubitalis
Cu <sub>1</sub> — Cu <sub>2</sub>	— v. cubitalis <sub>1</sub> — v. cubitalis <sub>2</sub>
CuA <sub>1a</sub> , CuA <sub>1b</sub>	— ramifications de la nervure cubitale
C I — C X	— costula I — costula X
h	— v. humeralis
i <sub>1</sub> — i <sub>8</sub>	— intercostula I — intercostula VIII
k	— cupules
km	— cupules modifiées
K <sub>1</sub> — K <sub>2</sub>	— cellules basales
KO	— cupules
m	— nervure transverse médianal
m I — m IV	— n. medialis I — n. medialis IV
ma	— n. medialis anterior
mar	— n. marginalis
mcu	— n. medio-cubitalis
mp	— n. medialis posterior
M	— v. medialis
M <sub>1</sub> — M <sub>5</sub>	— v. medialis <sub>1</sub> — v. medialis <sub>5</sub>
MA <sub>1a</sub> , MA <sub>1b</sub>	— ramifications de v. medialis
na	— n. analis
nal	— n. alaris
nam	— n. antemedius
nat	— n. antealaris
nax	— n. axillaris
nc	— n. costalis
nch	— n. chordotonalis
net I — net X	— n. costularis I — n. costularis X
nd	— n. dividens
nim	— n. intermedius
nm	— n. medialis
nmga	— n. marginalis anterior
nmgp	— n. marginalis posterior
np	— n. praeptero-stigmalis
npmg	— n. praemarginalis

nr	— n. radialis
nra	— n. radialis anterior
nrp	— n. radialis posterior
nrec	— n. recurrens
ns	— n. sectoralis
nsc	— n. subcostalis
nsc <sub>1</sub> — nsc <sub>2</sub>	— n. subcostalis <sub>1</sub> — n. subcostalis <sub>2</sub>
nsm	— n. submarginalis
nsp	— n. subcosto-pseudoradialis
nsq	— n. squamalis
nt	— n. tegularis
N I	— première branche de n. alaris
N II	— deuxième branche de n. alaris
N III	— troisième branche de n. alaris
p	— cupules sensorielles de pterostigma
pt	— n. pterostigmalis
r	— n. radialis
ra	— n. radialis anterior
ras	— ramus anterior n. squamalis
r-m	— nervure transverse radio-medialis
rc	— n. radio-medio-cubitalis
rm	— n. radio-medialis
rme	— n. radio-medio-cubitalis
rp	— n. radialis posterior
rpm	— ramus proximalis n. medialis
rr	— ramus recurrens n. haltero-radialis
rrs	— ramus recurrens n. subcostalis
rs	— n. sectoralis
r I — r V	— n. radialis I — n. radialis V
R	— v. radialis
R <sub>1</sub> — R <sub>5</sub>	— v. radialis <sub>1</sub> — v. radialis <sub>5</sub>
R. an. α	— n. analis I
R. an. β	— n. analis II
R. cost.	— n. costalis
R. cub <sub>1</sub> — R. cub <sub>2</sub>	— n. cubitalis <sub>1</sub> — n. cubitalis <sub>2</sub>
R. med <sub>1</sub> — R. med <sub>3</sub>	— n. medialis <sub>1</sub> — n. medialis <sub>3</sub>
R. rad.	— n. radialis
R. rad. med.	— n. radio-medialis
R. subc.	— n. subcostalis
Rad. med. gr. p.	— groupe radio-médianal de cupules
s	— cupules
sa	— n. subcostalis anterior
sc	— n. subcostalis
sh	— cils sensoriels
sp	— n. subcostalis posterior
sq	— squama
ss	— soies sensorielles
st	— cônes
str	— n. stridens
Sc	— v. subcostalis
Subc. gr. p.	— groupe souscostal de cupules
ta	— n. transverso-cubitalis anterior
tm <sub>1</sub> — tm <sub>5</sub>	— n. transverso-medialis <sub>1</sub> — n. transverso-medialis <sub>5</sub>



tma	— n. transverso-medialis anterior
tmp	— n. transverso-medialis posterior
tp	— n. transverso-cubitalis posterior
tr	— trachées
vax	— v. axillaris
vd	— v. dividens
V Ch L	— pièce cuticulaire ventral
1 A	— v. analis I
2 A	— v. analis II
I — I S	— groupe souscostal proximal de cupules
II — II S	— groupe souscostal distal de cupules
I g — V g	— groupe I—V de cupules
I t — IV t	— I—V type de cils sensoriels
I R — IV	— premier groupe radial de cupules
II R — V	— deuxième groupe radial de cupules
III R — VI	— troisième groupe radial de cupules
IV R	— quatrième groupe radial de cupules
V R	— cinquième groupe radial de cupules
I Sc — I	— premier groupe souscostal de cupules
II Sc — II	— deuxième groupe souscostal de cupules
III Sc — III	— troisième groupe souscostal de cupules

## STRESZCZENIE

Opisano narządy zmysłowe oraz przebieg nerwów w skrzydłach następujących 9 gatunków muchówek: *Sciara thomae* L., *Aedes aegypti* L., *Drosophila melanogaster* MEIG., *Hylemyia antiqua* MEIG., *Pegomyia betae* CURTIS, *Chorthophila brassicae* BOUCHÉ, *Fannia canicularis* DEG., *Musca domestica* L., *Calliphora vicina* ROB.-DESV. i *Lucilia sericata* MEIG. Następnie w oparciu o dotychczasowe badania podano przegląd unerwienia skrzydeł różnych rzędów owadów.

Jako narządy zmysłowe występują na skrzydłach: włoski, szczecinki, kopułki oraz narządy chordotonalne. Ponadto w niektórych rzędach owadów dodatkowo: luski, stożki i haczyki.

Nerwy główne oddzielające się od nerwu skrzydłowego i przebiegające w żyłkach (z wyjątkiem *Dermaptera* i *Coleoptera*) reprezentowane są przez: *nervus costalis*, *n. subcostalis*, *n. radialis*, *n. medialis*, *n. cubitalis* i *n. analis*. Te główne pnie nerwowe dają liczne rozgałęzienia pokrywające się w niższych rzędach owadów z użyłkowaniem skrzydeł; u wyższych rzędów owadów dochodzi do redukcji nie tylko rozgałęzień, ale nawet niektórych nerwów głównych, czemu towarzyszy ich kostalizacja. *N. analis* należy do najczęściej zanikających nerwów głównych. Najdalszej redukcji uległy nerwy skrzydłowe rzędów *Diptera* i *Hymenoptera*. W pracy starano się podkreślić rolę unerwienia skrzydeł w ustalaniu filogenezy owadów. Za ważną cechę taksonomiczną uznano również ilość

i topografię narządów chordotonalnych. Inne narządy zmysłowe odgrywają mniejszą rolę. Rozważania filogenetyczne dotyczą nadrzędów: *Blattopteroidea*, *Coleopteroidea*, *Neuropteroidea*, *Mecopteroidea*, *Hymenopteroidea* i *Hemipteroidea*.

## РЕЗЮМЕ

Описаны органы чувств и размещение нервов в крыльях следующих 9 видов двукрылых: *Sciara thomae* L., *Aedes aegypti* L., *Drosophila melanogaster* MEIG., *Hylemyia antiqua* MEIG., *Pegomyia betae* CURTIS, *Chortophila brassicae* BOUCHÉ, *Fannia canicularis* DEG., *Musca domestica* L., *Calliphora vicina* ROB.—DESV., *Lucilia sericata* MEIG. Затем, опираясь на проведенных до сих пор исследованиях, дано обзор нервной системы крыльев насекомых принадлежащих к различным систематическим отрядам.

В качестве органов чувств на крыльях насекомых встречаются следующие образования: волоски, щетинки, куполовые и хордотональные органы. Кроме того некоторые отряды насекомых имеют на крыльях дополнительно: чешуйки, конусы и крючки.

Главные нервы, ответвляющиеся от нерва крыла и размещенные в жилках (кроме *Dermaptera* и *Coleoptera*), представлены: *nervus costalis*, *n. subcostalis*, *n. radialis*, *n. medialis*, *n. cubitalis*, *n. analis*. Эти нервные стволы дают многочисленные разветвления совпадающие у низших отрядов насекомых с жилкованием крыльев, у высших же отрядов происходит редукция не только ответвлений, но даже и некоторых главных нервов, при чем в таких случаях происходит их костализация. *N. analis* принадлежит к наиболее часто редуцированным главным нервам. Наибольшей редукции подвергаются нервы крыла насекомых принадлежащих к отрядам: *Diptera* и *Hymenoptera*. В настоящей работе пытались подчеркнуть роль размещения нервной системы в крыльях в исследованиях над филогенией насекомых. Установлено, что количество и топография хордотональных органов является важным таксономическим признаком. Другие органы чувств играют меньшую роль. Филогенетические рассуждения касаются надотрядов: *Blattopteroidea*, *Coleopteroidea*, *Neuropteroidea*, *Mecopteroidea*, *Hymenopteroidea* и *Hemipteroidea*.

Redaktor zeszytu: dr Wacław Szymczakowski

Państwowe Wydawnictwo Naukowe — Oddział w Krakowie 1963

Nakład 800 + 100 egz. — Ark. wyd. 9,25 — Ark. druk. 7 — Papier ilustr. kl. III 80 g 70×100

Zam. 241/63

Cena zł 30,—

Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie